

THÈSE DE
PARIS.
1884.
N^o. 17.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

EM. BOURQUELOT

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES PHÉNOMÈNES DE LA DIGESTION CHEZ
LES MOLLUSQUES CÉPHALOPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *9 Laurin*
~~decembre~~ 1884, devant la Commission d'examen

MM. HÉBERT, *Président*.

DUCHARTRE,

DE LACAZE-DUTHIERS,

} *Examineurs.*

PARIS

TYPOGRAPHIE A. HENNUYER

RUE DARCET, 7

—
1884

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ÉM. BOURQUELOT

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LES PHÉNOMÈNES DE LA DIGESTION CHEZ
LES MOLLUSQUES CÉPHALOPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9^{de} *Lamir* décembre 1884, devant la Commission d'examen

MM. HÉBERT, *Président.*

DUCHARTRE,

DE LACAZE-DUTHIERS,

} *Examineurs.*



PARIS

TYPOGRAPHIE A. HENNUYER

RUE DARCET, 7

1884

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

DOYEN.....	MILNE-EDWARDS, prof.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
PROFESSEUR } HONORAIRE... }	PASTEUR.	
	P. DESAINS.....	Physique.
	HÉBERT.....	Géologie.
	DUCHARTRE.....	Botanique.
	JAMIN.....	Physique.
	SERRET.....	Calcul différentiel et intégral.
	DE LACAZE-DUTHIERS.....	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	BERT.....	Physiologie.
	HERMITE.....	Algèbre supérieure.
PROFESSEURS.	BOUQUET.....	Mécanique physique et expérimentale.
	TROOST.....	Chimie.
	N.....	Chimie organique.
	FRIEDEL.....	Minéralogie.
	O. BONNET.....	Astronomie.
	DARBOUX.....	Géométrie supérieure.
	DEBRAY.....	Chimie.
	TISSERAND.....	Astronomie.
	LIPPMANN.....	Calcul des probabilités, Physique mathématique.
CHARGÉ DE COURS.	APPELL.....	Mécanique rationnelle.
AGRÉGÉS....	BERTRAND.....	} Sciences mathématiques.
	J. VIEILLE.....	
	PELIGOT.....	Sciences physiques.
SECRÉTAIRE..	PHILIPPON.	

A M. H. DE LACAZE-DUTHIERS

MEMBRE DE L'INSTITUT
PROFESSEUR DE ZOOLOGIE, D'ANATOMIE ET DE PHYSIOLOGIE COMPARÉE
A LA SORBONNE.

Hommage de respect et de reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES

SUR LES PHÉNOMÈNES DE LA DIGESTION

CHEZ

LES MOLLUSQUES CÉPHALOPODES

I

INTRODUCTION. — HISTORIQUE.

I. Lorsque j'ai entrepris mes recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Céphalopodes, je craignais surtout qu'il me fût difficile de me procurer un choix assez varié d'espèces sur lesquelles je pus expérimenter. Il me semblait que, pour qu'une généralisation des résultats fût possible, ces résultats devaient se rapporter à la majorité des espèces de cette classe d'animaux.

Je n'ai pas tardé à reconnaître que l'obtention de conditions physiologiques convenables chez l'individu en expérience avait une tout autre importance que la possession d'un grand nombre d'individus. En examinant, par exemple, les canaux hépatiques et le cæcum spiral des Poulpes communs au moment où ces animaux arrivent de la grève, qu'ils soient morts ou vivants, cela indifféremment, on constate que ces organes sont souvent à peu près vides ; que, quand ils renferment un liquide (liquide hépatique, bile des auteurs), ce liquide est le plus ordinairement brun et rempli de débris de cellules ; que, quelquefois pourtant, il est limpide et presque incolore.

Ces variations et d'autres portant sur les propriétés physiologiques de ces liquides et sur l'apparence du foie ne laissent pas d'étonner tout d'abord. C'est en vain qu'on chercherait à déduire de leur simple observation une généralisation ayant une signification scientifique. Il faut commencer par déterminer les circonstances fonctionnelles ou accidentelles qui amènent chacune de ces variations.

Il y a déjà longtemps qu'on sait que chez les animaux supérieurs toutes les sécrétions, et en particulier les sécrétions digestives, ont une marche essentiellement intermittente. Quelques-unes, comme le suc gastrique et le suc pancréatique, cessent complètement pendant l'abstinence pour reprendre ensuite leur cours à d'autres moments ¹. Il y a plus, le pancréas pourrait sécréter un liquide privé de propriétés digestives. Le suc pancréatique ne devient actif que quatre ou cinq heures après le début de la digestion, au moment même où il va agir sur le chyme, lorsque les matières déjà soumises antérieurement à l'action de la salive et du suc gastrique passent de l'estomac dans les intestins ².

Mais parmi les fonctions se rapportant à la vie de nutrition, il en est surtout une dont l'étude est inséparable de celle des fonctions digestives, qui, plus que toutes les autres, présente des variations frappantes : c'est la fonction glycogénique.

Sous des influences même insignifiantes en apparence, telles que la captivité, les changements de milieu, une légère mutilation, un commencement d'asphyxie, la fonction peut s'affaiblir et cesser à ce point, que si on analyse l'organe dans lequel cette fonction est surtout localisée : le foie chez les animaux supérieurs, on ne trouve plus ni sucre ni glycogène ³.

Cl. Bernard rapporte qu'ayant expérimenté successivement sur

¹ Cl. BERNARD, *Leçons de physiol. exper.*, t. I, p. 108.

² CORVISART, cité par Vulpian. Cours fait à la Faculté de médecine de Paris, recueilli par Paulier, 1874, p. 79.

³ Cl. BERNARD, *Liquides de l'organisme*, t. I, p. 16.

trois Carpes, il ne trouva ni sucre ni glycogène dans le foie de la première qui était morte une heure avant d'être soumise à l'épreuve expérimentale, non plus que dans le foie de la seconde, qui, apportée du marché, avait pourtant été ramenée à la vie dans l'eau d'un bassin. Par contre, il constata la présence du sucre et surtout du glycogène dans le foie de la troisième, qui était depuis une dizaine de jours dans le bassin du laboratoire. Elle y prenait de la nourriture et on l'avait sacrifiée immédiatement après l'avoir retirée de l'eau.

On verra plus loin que, malgré toutes les précautions que l'on prend à la pêche des Poulpes et des Seiches, on ne peut empêcher que ces animaux ne soient pendant un certain temps dans un état voisin de l'asphyxie. En outre, les Céphalopodes sont peut-être de tous les animaux marins ceux chez lesquels le système nerveux est le plus influencé par des causes extérieures¹; aussi, la pêche doit-elle amener chez eux des perturbations qui retentissent profondément sur un certain nombre de phénomènes, perturbations qui ne peuvent cesser instantanément lorsqu'ils ont repris leur vie et leurs mouvements dans les aquariums d'un laboratoire.

Durant mon premier séjour à Roscoff, j'ai cherché à différentes reprises à extraire la matière glycogène du foie du Poulpe commun. J'ai fait des essais multipliés pour caractériser dans ce foie la présence du sucre, et cela, non pas sur des animaux morts, mais sur des animaux vivants, nouvellement rapportés de la grève ou conservés depuis plusieurs jours dans les aquariums, ayant même pris de la nourriture, et je n'ai trouvé ni glycogène ni sucre. Jousset de Bellesme avait fait antérieurement les mêmes recherches, et comme moi n'avait pas trouvé de matière sucrée².

Il semblait donc que l'on dût être autorisé à conclure que le

¹ L. FRÉDÉRICQ, *Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe* (extrait des *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*, 2^e série, 1878, p. 43 et suiv.)

² *Recherches sur la digestion chez les Mollusques céphalopodes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXVIII, 1879, p. 304 et 428).

foie de Poulpe ne possède pas, ou tout au moins à douter qu'il possède la fonction glycogénique ¹.

Peu satisfait pourtant de ces résultats négatifs et craignant que les conditions dans lesquelles avaient été faites mes expériences n'eussent pas été normales physiologiquement, je les ai reprises l'année suivante.

Dans l'intervalle de mes deux voyages au laboratoire de Roscoff, avait eu lieu la construction d'un grand réservoir dans lequel l'eau se renouvelle à chaque mer haute par un système de vannes appropriées. On pouvait y conserver les animaux en pleine liberté. Ce réservoir n'est plus, à vrai dire, une prison comme l'aquarium. Les Poulpes qu'on y met s'y accoutument rapidement, s'apprivoisent en quelque sorte et reprennent bientôt leurs habitudes.

Sur des animaux ainsi conservés depuis près de trois semaines, je cherchai de nouveau à extraire du foie de la matière glycogène. Cette fois, j'en obtins, en petite quantité il est vrai, mais enfin suffisamment pour que j'aie pu en étudier les propriétés.

Les faits et les considérations qui précèdent suffisent sans doute à montrer que, pour éviter d'arriver à des résultats contradictoires, il me fallait expérimenter sur des animaux toujours placés au préalable dans des conditions physiologiques identiques, en rapport avec les phénomènes de la digestion. C'était seulement en m'en tenant rigoureusement à cette pratique que je pouvais espérer de faire des observations fructueuses et comparables.

Ces recherches étant ainsi entendues, on voit que le nombre d'espèces de Céphalopodes qui peuvent convenir se restreint singulièrement. Il faut que ces espèces soient prises vivantes, qu'elles s'accommodent des milieux plus ou moins spacieux dans lesquels on doit les conserver et qu'elles y acquièrent une certaine domesticité. Il faut être bien renseigné sur les animaux marins dont elles se nourrissent afin de pouvoir à volonté les leur distribuer. Il faut, enfin, qu'il soit

¹ EM. BOURQUELOT, *Archives de zoologie expérimentale*, t. X, 1882, p. 419.

possible de se procurer de chacune de ces espèces un nombre suffisant d'individus.

Deux espèces : la Seiche (*Sepia officinalis*, Linné) et surtout le Poulpe (*Octopus vulgaris*, Lamck), m'ont présenté à Roscoff toutes ces conditions. A la vérité, j'ai examiné d'autres espèces : le Calmar (*Loligo vulgaris*, Lamck); la Sépiole (*Sepiola Rondeletii*, Gcsn.); l'Ele-done (*Eledone moschata*, Lamck); l'*Onmatostrephes Todarus*, Delle Chiage; ces deux derniers venant du laboratoire de Banyuls; mais je l'ai fait en vue seulement de comparer certaines dispositions anatomiques qui rendent compte du mécanisme qui préside à la digestion chez tous ces animaux.

II. Mon travail ayant pour objet l'étude des phénomènes digestifs, on conçoit que j'aie consacré la plus grande partie de mes efforts à la recherche et à l'examen des ferments qui président à l'exercice de la fonction digestive.

Mais la constatation de leur existence, l'étude superficielle de leurs propriétés ne répondent qu'à une partie du problème. Il s'agissait d'animaux invertébrés, très différents de structure des animaux supérieurs, chez lesquels les phénomènes de la digestion sont déjà connus. Il y avait donc encore à savoir si les ferments digestifs qu'on trouve chez les Céphalopodes sont identiques aux ferments digestifs des animaux supérieurs ou en diffèrent par quelque propriété.

J'ai rencontré là aussi des difficultés inattendues provenant principalement de ce que les différents physiologistes attribuent à ces derniers ferments des propriétés contradictoires. Pour tel physiologiste, la diastase salivaire conserve son activité en présence de petites quantités d'acide; pour tel autre, elle la perd complètement; pour celui-ci, la même diastase possède exactement les propriétés de la diastase de l'orge germé; pour celui-là, elle en possède d'autres qui lui sont particulières. Il était donc inutile d'essayer de comparer des ferments avec de telles données premières; il fallait tout d'abord reprendre,

au moins relativement aux points qui sont controversés, l'examen de ces ferments.

J'ai trouvé, d'ailleurs, dans les publications de ces dernières années, des indications qui ont facilité ma tâche. C'est ainsi que des recherches récentes de Kjeldahl, de Mayer, de Duclaux ont montré que l'activité des ferments solubles est influencée considérablement par la présence de très faibles quantités de certains corps étrangers. C'est ainsi encore que les études si multipliées que l'on fait depuis une dizaine d'années sur le développement et les manifestations vitales des infiniment petits, ont fait voir que dans beaucoup d'expériences les résultats peuvent être troublés, renversés même, à l'insu de l'expérimentateur, par leur intervention.

En tenant compte de ces nouvelles acquisitions scientifiques, j'ai pu instituer sur les ferments digestifs des recherches plus rigoureusement comparables; j'ai pu en outre expliquer quelques-unes des contradictions qu'on remarque dans les différentes publications relatives à ce sujet.

III. Les premières recherches qu'on a faites sur les phénomènes digestifs chez les animaux invertébrés, recherches qui remontent à peine à un petit nombre d'années, ont donné des résultats qui, en général, ont trouvé peu de crédit dans le monde scientifique. Il faut peut-être en chercher la raison dans le rapprochement que les anatomistes ont voulu faire des différents organes glandulaires qui avoisinent le tube digestif des invertébrés avec des organes analogues chez les animaux supérieurs. Les noms mêmes qu'on a donnés à ces organes glandulaires, noms empruntés au vocabulaire en usage dans la description des vertébrés, comme si tous les animaux étaient construits sur le même plan de structure, ont été une grande cause de confusion ¹.

¹ Les conséquences de la doctrine de l'existence d'un plan unique chez tous les animaux ont été exposées il y a plus de vingt ans déjà par Agassiz. Pour ce naturaliste, les homologues de structure ne dépassent pas les bornes de chacun des quatre grands embranchements du règne animal. Il en résulte, et je pense que les faits sont

C'est ainsi qu'on a appelé *foie* chez les mollusques une glande à peu près analogue quant à ses rapports anatomiques et quant à sa couleur, à la glande qui porte ce nom chez les vertébrés. Or, dans le langage ordinaire, la signification physiologique se substitue toujours à la signification anatomique. Appeler un organe *foie*, c'est dire implicitement que cet organe doit sécréter un liquide analogue à la bile et posséder la fonction glycogénique. Le travail du physiologiste se trouve ainsi tracé d'avance; il devra chercher dans ce foie les acides biliaires, le sucre et le glycogène.

On a le plus souvent trouvé du sucre dans ce foie des Mollusques, mais jamais de produits biliaires. Les résultats fournis par les recherches des physiologistes étaient ainsi et d'une manière inattendue en désaccord avec ceux que faisaient prévoir les suppositions anatomiques.

Dans de telles conditions, quelques travaux isolés, ne manquant cependant pas d'importance, passèrent inaperçus. Ainsi en fut-il des recherches de M. Bouchardat sur la digestion du ver à soie¹; des observations de M. Blanchard sur la digestion de la chair animale par la glande dite *stomacale* du scorpion², et plus récemment de quelques indications très précises de M. Paul Bert sur la digestion de la Seiche³.

Le premier physiologiste auquel revient le mérite d'avoir soulevé la question de la digestion chez les invertébrés, et celui de l'avoir fait progresser avec autant de science que d'habileté, est F. Plateau. Les travaux de Plateau, exécutés de 1874 à 1877, se rapportent à trois

d'accord avec cette manière de voir, que les organes glandulaires du tube digestif des Invertébrés doivent être, au point de vue physiologique, étudiés en eux-mêmes et non en les rapprochant de ceux des Vertébrés. (Voir Agassiz, *De l'espèce et de la classification en zoologie*, traduction de Vogeli, p. 21, 27, 93, 240.)

¹ *De la digestion chez le ver à soie* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XXXI, p. 379-81, 1850).

² *Organisation du règne animal*, ARACHNIDES, p. 65, 1852-55. *Scorpio occitanus*.

³ *Mémoire sur la physiologie de la Seiche* (*Mémoires de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux*, t. V, p. 119, 1867, et *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXV, p. 300).

divisions des Arthropodes : aux insectes, aux myriapodes, aux arachnides ; mais l'on peut dire que les conclusions auxquelles il est arrivé ont une portée générale pour toute la classe, sinon pour tous les invertébrés ¹.

Ces conclusions, différentes de celles que faisait prévoir une assimilation des organes digestifs de ces animaux à ceux des animaux supérieurs, attirèrent l'attention des physiologistes, et depuis lors, un certain nombre de travaux analogues ont été publiés sur la plupart des autres invertébrés (Jousset de Bellesme, Hoppe Seyler, Barfurth, etc.).

Relativement aux Céphalopodes, les premières recherches ont été faites par Krukenberg ². Ce physiologiste ayant examiné le liquide renfermé dans le tube digestif du *Sepiola Rondeletii*, des *Sepia officinalis* et *elegans*, et de l'*Eledone moschata*, lui trouva la propriété de digérer rapidement la fibrine crue en solution alcaline (1 pour 100 de Na O.CO²). Ce suc digestif n'est le produit ni des glandes salivaires, ni de l'intestin, ni du cæcum spiral, car ces organes examinés séparément ne possèdent aucune action digestive. Il provient tout entier du foie. L'extrait à la glycérine de ce dernier organe jouit encore de la propriété de saccharifier l'empois d'amidon, et il digère la fibrine non seulement en solution neutre, mais encore en solution alcaline et en solution acide. Il lui paraît ressortir de là que le foie des Céphalopodes sécrète deux ferments digestifs des matières albuminoïdes, l'un analogue à la pepsine, l'autre analogue à la trypsine. Le ferment comparable à la pepsine serait une pepsine particulière, car tandis que la pepsine des vertébrés supérieurs peut en solution physiologique, c'est-à-dire en solution acide, digérer la fibrine crue comme la

¹ *Digestion chez les Phalangides* (Bull. de l'Ac. roy. de Belgique, 2^e série, t. XLII, 1876). — *Digestion des Aranéides Dipneumones* (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 2^e série, t. XLIV, 1877). — *Digestion chez les Myriapodes de Belgique* (Bull. de l'Ac. roy. de Belgique, 2^e série, t. XLII, 1876). — *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes*. Bruxelles, 1874.

² *Vergleichend physiologische Beiträge zur Kenntniss den Verdauungsvorgänge* (Unters. a. d. physiol. Inst. d. univ. Heidelberg, Band II, s. 1, 1878).

fibrine cuite, la pepsine des Céphalopodes qu'il appelle *hélico-pepsine* — elle se rencontre également chez l'*Helix pomatia* — ne peut peptoniser que la fibrine crue.

La même année, L. Frédéricq, à propos d'une étude générale sur l'organisation et la physiologie du Poulpe¹, a publié quelques recherches relativement à l'action des sucs digestifs de ce Céphalopode sur l'amidon et sur la fibrine. Il conclut de son travail que le foie seul, parmi les glandes digestives, renferme un ferment capable de transformer l'amidon en sucre, et un autre ferment qui digère la fibrine, en solution acide et en solution alcaline.

L'année suivante, M. Jousset de Bellesme², sans avoir connaissance des travaux de Krukenberg et de Frédéricq, instituait une série d'expériences sur le rôle des glandes digestives chez l'*Octopus vulgaris*. L'auteur, déjà préparé à ce genre de travail par une étude délicate de la digestion de la blatte³, a fait ses recherches avec beaucoup de soin. Son procédé d'expérimentation est le suivant : pour le foie, il creuse dans l'organe une dépression, au fond de laquelle suinte un liquide, qu'il regarde comme représentant la sécrétion hépatique. Il ajoute à ce liquide de la fécule crue, non broyée et lavée, puis il abandonne le mélange à lui-même, pendant vingt-quatre heures. Au bout de ce temps, il recherche le glucose. Pour les autres sucs digestifs, qu'il obtient par simple expression de la glande, il essaye directement leur action.

Dans aucun cas, l'amidon n'a été transformé. Sa conclusion est donc, les glandes salivaires n'ayant pas non plus d'action sur l'amidon, qu'il n'y a pas chez le poulpe d'organe capable de saccharifier l'amidon.

Par contre le liquide hépatique digérerait les matières protéiques

¹ *Archives de zoologie expériment.*, t. VII, 1878, p. 588.

² *Recherches sur le foie des Mollusques céphalopodes (Comptes rendus de l'Ac. des sciences, t. LXXXVIII, 1879, p. 304). — Recherches sur la digestion chez les Mollusques céphalopodes (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, t. LXXXVIII, p. 428).*

³ *Recherches expérimentales sur la digestion des insectes.* Paris, 1875.

et les glandes salivaires inférieures dissocieraient le faisceau musculaire par dissolution du sarcolemme.

M. Jousset ne s'est pas occupé, non plus que les physiologistes que j'ai cités précédemment, de l'organe particulier des Céphalopodes auquel on a donné le nom de *pancréas*.

Plus récemment, et alors que je m'occupais déjà de la question, Vigelius a annoncé incidemment, dans son travail sur le pancréas des Céphalopodes¹, avoir observé les mêmes faits que ceux publiés par Krukenberg et par Frédéricq.

II

MŒURS DES CÉPHALOPODES AU POINT DE VUE DE LEUR NOURRITURE.

A Roscoff, le Poulpe commun (*Octopus vulgaris*, Lamarck) se rapproche des côtes pendant la belle saison. Il se tient habituellement dans les excavations comprises entre le sol et les blocs irréguliers de granit, qui sont de tous côtés sur la grève. Du fond de son trou, il attire à lui, à l'aide de ses longs bras garnis de ventouses, les animaux marins dont il fait sa nourriture. Il ne laisse pourtant point de quitter sa retraite pour poursuivre ceux qui passent à trop longue portée. Il peut se faire, alors, qu'il les mange sur place, comme semblent l'indiquer les débris éparpillés à une assez grande distance de son gîte; mais peut-être aussi les emporte-t-il souvent sous son rocher pour les y manger à loisir.

Le poulpe pousse soigneusement au dehors tous les débris de ses repas et, si l'on veut savoir quelles sont les espèces marines qui sont la base de son alimentation, il suffit d'examiner les abords de sa cachette. On y voit accumulés des débris de crabes de toute espèce; *Portunus puber*, *Carcinus mœnas*, etc., des coquilles de Vénus, de Moules, de *Cardium* et d'autres Lamellibranches. Lorsque le crabe est de petite taille, il est souvent séparé en deux parties : l'une com-

¹ *Vergleichend Anatomische Untersuchungen über das sogenannte Pankreas der Cephalopoden*. Amsterdam, 1882, p. 25.

prenant la carapace avec la tête et ses appendices, l'autre l'abdomen et le thorax avec les pattes et les branchies. Le poulpe partage sa proie à peu près comme l'homme partage une écrevisse. Si le crabe est d'une certaine taille, il est divisé en un plus grand nombre de débris, et les pattes sont détachées. Tous ces débris sont d'ailleurs complètement vides. Les bivalves sont également vides, et la plupart de ceux qui viennent de servir au repas du poulpe ont souvent leurs valves rapprochées comme pendant la vie.

Ces mœurs, particulières au poulpe, permettent de le découvrir assez facilement. On le cherche à marée basse, en parcourant la grève en tous sens, en examinant surtout avec attention les endroits couverts de rochers un peu en contre-bas, où il reste par conséquent toujours quelques centimètres d'eau. Avec un peu d'habitude, et les marins du pays possèdent à cet égard un coup d'œil surprenant, on devine même de loin, aux débris qui les couvrent, les abords du trou dans lequel se tient l'animal.

Pour le prendre et l'avoir dans des conditions convenables, il n'y a qu'un moyen, c'est de retourner la pierre et de le saisir rapidement. Lorsque la chose est impossible, ce qui n'est pas rare, les blocs de rochers pouvant être trop considérables, les pêcheurs, qui se servent de la chair de poulpe comme d'appât, l'arrachent avec un crochet. Mais un animal ainsi mutilé ne peut être conservé, il ne peut par conséquent servir à des expériences physiologiques.

Comme la capture a lieu souvent fort loin de la côte, on a soin de se munir d'un seau dans lequel on met le poulpe, et qu'on remplit ensuite d'eau de mer. On conçoit, surtout lorsqu'on rapporte ainsi deux ou trois de ces animaux, et bien qu'on change de temps en temps l'eau du seau, que les poulpes, ainsi confinés dans un vase de petite dimension, sont dans un état d'asphyxie lente qui amène, comme je l'ai dit plus haut, des perturbations dans certaines fonctions¹.

¹ Cf. BERNARD, *Liquides de l'organisme*, t. I, p. 17.

L'animal, arrivé au laboratoire, ne peut donc être dans des conditions physiologiques convenables¹, et il faut autant que possible le rendre à sa vie ordinaire, en le mettant dans une eau constamment renouvelée, et dans un réservoir spacieux qui lui permette les mouvements les plus étendus. Mais cela ne suffit pas encore ; pour des recherches sur la digestion, il faut que l'animal mange, et mange pour ainsi dire à la volonté de l'expérimentateur, car il est nécessaire qu'on puisse l'avoir à son gré, tantôt à jeun, tantôt en digestion. Le problème est plus difficile à résoudre que chez ceux des animaux supérieurs qui servent à des recherches analogues et qui sont pour la plupart des animaux domestiques.

J'ai remarqué que, placés dans de petits aquariums, les poulpes ne se décident pas volontiers à manger ; au moins dans les endroits où il y a constamment du monde. J'en ai gardé dans un aquarium, cinq ou six jours et même davantage, sans qu'ils aient voulu prendre la moindre nourriture, et cela bien qu'on eût mis à leur disposition les crabes et les bivalves, qui sont leur proie habituelle, et bien que l'eau fût renouvelée à l'aide d'une conduite d'eau de mer et d'un siphon. Je suis d'ailleurs porté à croire que, même dans ces conditions de renouvellement d'eau, le poulpe est dans un état maladif dû à un manque d'oxygène, car ses exigences sous ce rapport sont, comme je le montre dans la note ci-dessous, supérieures à ce qu'on est disposé à penser tout d'abord.

Pendant mon premier séjour à Roscoff, je me décidai à transporter

¹ Voici du reste quelques chiffres qui feront voir qu'il ne peut en être autrement. On compte chez un poulpe de moyenne taille de 25 à 30 mouvements respiratoires par minute. Si l'on admet que l'eau inspirée et expirée dans chaque mouvement représente environ 100 centimètres cubes, on voit qu'il consomme 3 litres d'eau par minute. En supposant deux poulpes dans un seau, il y aurait 6 litres d'inspirés pendant le même temps. C'est à peu près ce qu'on met d'eau dans un seau ordinaire. Il faudrait donc renouveler l'eau toutes les minutes. Ajoutons que, dans cette estimation de la quantité d'eau nécessaire à la respiration du poulpe, il conviendrait de faire intervenir encore la respiration cutanée, qui est certainement très active (voir P. BERT, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration*, p. 172 et 181).

mes animaux dans le parc, dépendant du laboratoire. Ce parc entouré par un mur de pierres n'est jamais à sec. Même dans les plus basses mers, il y reste 30 à 50 centimètres d'eau. On les enferma dans une grande boîte en bois percée de trous et on leur apporta chaque jour, au moment de la marée basse, des *Portunus* ou des *Carcinus menas*. Était-ce en raison de ce que le milieu leur convenait davantage, ou parce qu'ils étaient moins dérangés? Toujours est-il, que dès le premier jour ils se mirent à manger, et il me fut dès lors possible de les avoir dans tous les états de la digestion.

L'année suivante, l'existence du réservoir, dont j'ai dit plus haut quelques mots, facilita singulièrement ma tâche à cet égard, puisqu'elle me permit d'avoir constamment à ma disposition et dans les conditions physiologiques voulues les poulpes que j'y conservai.

La seiche me paraît s'accommoder plus difficilement encore que le poulpe de l'état de captivité. On la pêche, avec le plus de succès, à marée basse, là où la mer en se retirant forme un chenal bordé d'herbiers (Pempoul). On use pour cela d'un filet spécial, la *senne*, qui peut servir d'ailleurs à prendre beaucoup d'autres animaux marins.

Les seiches ainsi pêchées sont ramenées dans de grands baquets dont on renouvelle constamment l'eau, qu'elles noircissent de leur encre.

Malgré ces précautions, ces Céphalopodes se remettent rarement complètement dans les aquariums, et il ne m'est arrivé qu'une seule fois d'en conserver qui se soient décidés à manger, ce qui m'a permis d'observer, avec plus de précision que cela n'avait été fait jusqu'alors, la façon curieuse dont s'effectue, chez ces animaux, la préhension des aliments.

Bien que l'examen de leur estomac indique que les seiches se nourrissent de petits crustacés, ce n'est guère que depuis un petit nombre d'années que l'on sait au juste ce qu'elles préfèrent. C'est Paul Bert qui le premier a publié¹ qu'elles chassent les crevettes. Il est

¹ *Mémoire sur la physiologie de la Seiche (Mém. de la Soc. des sciences phys. et nat. de Bordeaux, 1867, p. 115).* »

également le premier, je crois, qui ait observé le rôle curieux que jouent les bras tentaculaires durant cette chasse¹.

On sait que les seiches possèdent dix bras. Huit de ces bras sont à peu près égaux et garnis en dedans de ventouses, sur toute la longueur. Les deux autres, nommés *bras tentaculaires*, sont beaucoup plus longs, et comprennent une partie élargie qui termine un long pédoncule. Cette partie élargie est la seule portion des bras tentaculaires qui soit munie de ventouses.

En temps ordinaire, ces bras tentaculaires ne font pas saillie au dehors; ils sont retirés dans une cavité formée par la réunion des bras sessiles, entre la base de la troisième et de la quatrième paire. Ils sont là rétractés et roulés en crosse.

A peine a-t-on jeté la crevette dans l'aquarium, que la seiche, par un changement presque insensible du mouvement de ses nageoires, se tourne vers le petit crustacé. Les huit bras sessiles, qui étaient auparavant un peu abaissés à leur pointe, se relèvent légèrement pour livrer passage aux deux bras tentaculaires. Ceux-ci sortent d'abord lentement de leur cavité, accolés l'un à l'autre, mais quand ils dépassent d'un demi-centimètre environ l'extrémité des autres bras,

¹ Il convient pourtant de dire qu'Aristote, dont le génie observateur se révèle là encore comme pour beaucoup d'autres choses, a eu connaissance de ce mécanisme. Il décrit en effet les grands bras tentaculaires de la Seiche comme les organes de la préhension (liv. IX, cap. LXX, Camus, p. 596), et Apostolidès et Delage : *les Mollusques d'après Aristote* (*Arch. de zool. expér.*, vol. IV, fasc. 3), et cependant des observateurs récents en étaient réduits, relativement au rôle de ces bras, à de simples conjectures (FERUSSAC et D'ORBIGNY, *Histoire naturelle des Céphalopodes acétabulifères*, p. 255).

Quant à l'opinion des anciens, d'après laquelle les bras de la seiche lui serviraient d'ancre pendant les grandes tempêtes, je ne pense pas qu'elle soit aussi fondée que celle qui a rapport à leur rôle dans la préhension des aliments. En captivité, la seiche ne laisse pendre ses longs bras que quand elle est malade. C'est même presque toujours l'indication d'une mort très prochaine. L'animal n'ayant plus la force de retenir les tentacules dans les cavités, ces tentacules tombent au fond de l'eau et rencontrent le sol : les ventouses s'appliquent sur celui-ci, et si peu qu'il y ait de courant ou de mouvement dans l'eau, comme la seiche affaiblie ne peut résister par le moyen de ses nageoires, elle est un peu entraînée, et les ventouses font le vide automatiquement.

ils sont tout à coup projetés au dehors. Ils traversent l'espace comme une flèche, pour revenir aussitôt, mais cette fois sans précipitation, avec la proie qui se trouve immédiatement enveloppée par les bras égaux.

Le premier mouvement est si rapide qu'il est difficile de l'analyser. On peut constater, pourtant, que les extrémités élargies des tentacules arrivent toujours à quelques millimètres au-dessus de la crevette. Il est probable qu'à ce moment les ventouses pédiculées de ces extrémités s'allongent vers l'animal et qu'elles le retiennent, par suite du vide qu'elles produisent. Paul Bert a essayé de reproduire ce mouvement de projection des bras tentaculaires sur l'animal mort, par le moyen de courants électriques, et il n'a pas réussi. Peut-être est-il dû à l'afflux subit d'une certaine quantité de liquide? En tout cas, il y a là à faire une recherche anatomique et physiologique intéressante.

La seiche se nourrit de deux espèces de crevettes, qu'on trouve sur la plage, mais elle paraît préférer la plus petite des deux : la crevette de sable (*Crangon vulgaris*, Fabr.).

Elle saisit aussi les petits poissons qu'on lui jette dans l'aquarium ; mais le plus souvent, après les avoir coupés en deux, elle les rejette¹. Elle opère d'ailleurs la mastication de sa proie sans qu'aucun signe extérieur vienne trahir le mouvement des mandibules.

Je n'ai pu conserver d'autres Céphalopodes vivants, de manière à les étudier au point de vue des phénomènes chimiques de la digestion.

¹ D'après Fischer, la seiche dévorerait l'encéphale et les muscles dorsaux des poissons. (Cité par de Rochebrune, *Merveilles de la nature* de Brehm : *Vers et Mollusques*, p. 466.)

III

DESCRIPTION SOMMAIRE DES GLANDES DIGESTIVES, EXTRACTION DES FERMENTS DIGESTIFS.

Les glandes digestives, ou plutôt, pour ne préjuger de rien, les glandes qui déversent le produit de leur sécrétion dans le canal digestif des Céphalopodes, ont chez ces animaux, au point de vue du volume, une importance notable. Le foie est la seule glande qui paraît conserver, relativement à la grosseur de l'animal, un volume à peu près constant. C'est ce que j'ai constaté chez le poulpe, la seiche, le calmar, l'*Eledone moschata* et l'*Ommatostrephes Todarus*.

Les poulpes ont des glandes salivaires antérieures assez petites et des glandes salivaires postérieures très volumineuses. Il en est de même des *Eledone*. Les seiches au contraire, ainsi que les autres Céphalopodes décapodes¹, ne possèdent pas de glandes salivaires supérieures et leurs glandes salivaires postérieures sont plus petites, relativement à la grosseur de l'animal, que chez les Octopodes.

Cette constance dans la grosseur du foie peut déjà faire supposer que le liquide qu'il sécrète a un rôle chimique dans la digestion, surtout si l'on considère que la nourriture des Céphalopodes est exclusivement animale, et que par conséquent le travail chimique de la digestion est sensiblement le même chez tous. Il paraît, d'autre part, assez naturel de penser que les glandes salivaires, qui varient d'importance et même de nombre d'une espèce à l'autre, ne remplissent qu'un rôle physique, se rapportant à la chasse, à la mastication, à la déglutition, actes qui varient avec la nourriture habituelle de chacun de ces animaux.

La première paire de glandes salivaires est située, chez le poulpe, contre la masse buccale, de chaque côté du pharynx; à chaque glande correspond un canal excréteur, qui pénètre dans la bouche un peu en avant de la naissance de l'œsophage.

¹ Paul BERT, Mémoire cité.

La deuxième paire est située plus loin, derrière le foie, et est accolée contre celui-ci¹. Une bride relie chaque glande au jabot, qui est situé en avant. Chaque glande donne naissance à un canal qui va se réunir à son congénère, de manière à n'en former qu'un seul qui remonte derrière l'œsophage et vient s'ouvrir dans la bouche au-devant du bourrelet lingual.

Il est singulier que M. Jousset de Bellesme, dans le travail que j'ai cité plus haut, signale le canal excréteur de ces dernières glandes comme se jetant dans le jabot. Ce canal est assez gros, nettement visible. Il a d'ailleurs été décrit, il y a longtemps, par Cuvier². Peut-être M. Jousset a-t-il pris pour un canal les brides indiquées plus haut, qui se rendent en effet des glandes salivaires au jabot.

Chez les Décapodes, les glandes salivaires postérieures existent seules, comme je l'ai dit. Chez la seiche, en particulier, ces glandes sont petites et dans les mêmes rapports avec les organes environnants que chez le poulpe. Chez l'*Ommatostrephes Todarus*, elles sont encore plus réduites. Les deux glandes, quoique formées de deux parties symétriques, paraissent réunies par la partie supérieure et on ne voit qu'un seul canal excréteur.

Le foie des poulpes est formé par une grosse masse brune, située du côté du dos, fournissant à sa base deux canaux excréteurs qui conduisent un liquide acide. Le tissu qui entoure ces deux canaux à leur sortie de la masse hépatique est d'une couleur différente du reste de la glande. Il constitue un organe particulier, enfoncé dans la masse du foie, auquel on a donné le nom de *pancréas*, bien qu'il ne soit probablement pas comparable, même au point de vue fonctionnel, avec l'organe qui porte ce nom chez les animaux vertébrés.

La structure du tissu du pancréas est différente de celle du foie. Le liquide qu'il sécrète est également acide et va se réunir au liquide hépatique.

¹ Dans ces descriptions, on suppose l'axe longitudinal de l'animal placé verticalement. La tête est à l'extrémité supérieure, et l'entonnoir en avant.

² CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée* publiées par Duméril, édition belge, t. II, p. 438, 453, ou *Mémoire sur les Céphalopodes*, p. 27.

Les deux canaux se rapprochent, et vont pénétrer ensemble dans une sorte de cæcum de l'estomac proprement dit, qu'on a appelé *intestin spiral*. Ce cæcum n'est vraisemblablement, comme le pense Milne-Edwards, qu'un réservoir du liquide sécrété par le foie ; car, au moment de la digestion, le suc hépatique y arrive en abondance. Je reviendrai plus loin sur ce point¹.

On peut avec quelque soin séparer des portions de tissu pancréatique du tissu du foie, bien qu'une séparation complète soit impossible.

Le pancréas est placé différemment chez les Décapodes ; de plus, il a, comme on va le voir, une apparence et une structure particulières.

Le foie de la seiche est formé de deux lobes qui se prolongent en pointe assez loin en arrière. Ces deux lobes sont accolés l'un à l'autre. Chacun d'eux donne naissance à un canal excréteur qui se rend vers l'intestin spiral. Les deux canaux se joignent au moment où ils atteignent cet organe et déversent la sécrétion hépatique par une seule grande ouverture qui se trouve à leur point de jonction. La sécrétion hépatique est acide chez la seiche comme chez le poulpe.

Le prétendu pancréas est ici représenté par des tubes ramifiés, dont la totalité constitue une masse assez grande. Ces tubes sont attachés aux canaux hépatiques tout le long de leur parcours et ressemblent, à première vue, aux corps spongieux qui entourent les veines caves du même animal. On peut donc les couper et les séparer, de telle sorte qu'ils ne soient mélangés à aucune portion d'autre tissu. Quelques-uns de ces appendices sont attachés à la partie supérieure de l'intestin spiral et communiquent directement avec cet organe, comme on peut le constater par une injection. Le liquide que renferment les appendices pancréatiques est acide.

On remarque des dispositions analogues chez le *Sepiola Rondeletii*, avec cette différence qu'il n'y a pas d'appendices sur le cæcum.

¹ Voir plus loin : *Mécanisme de la digestion*.

Chez l'*Ommatostrephes Todarus* le foie constitue une glande non lobée. Les deux canaux hépatiques, beaucoup plus gros que chez la seiche, se réunissent dans leur parcours pour donner naissance à un canal unique, qui se jette dans la portion orale du cæcum. Il n'y a pas d'appendices pancréatiques sur le canal commun, dont la longueur est au moins égale à celle de l'un des canaux, depuis sa sortie du foie jusqu'à sa réunion avec le deuxième. Les appendices analogues à ceux des deux Décapodes précédents sont exclusivement sur les deux canaux non encore réunis¹.

Le calmar *Loligo vulgaris* présente, relativement à l'organe pancréatique, une disposition particulière. Les canaux hépatiques prennent naissance l'un près de l'autre, dans la partie inféro-postérieure du foie; ils sont très larges et, après avoir embrassé la partie pylorique de l'intestin, se réunissent en un vaste canal commun dans la partie supérieure du cæcum. Ces canaux ne portent pas d'appendices indépendants comme ceux que nous avons trouvés chez la seiche, la Sépiole, l'*Ommatostrephes*. On pourrait croire à l'absence d'organes pancréatiques; mais la paroi de ces canaux est très épaisse et spongieuse. C'est une véritable paroi glanduleuse, partout traversée par un système ramifié de cavités plus ou moins grandes qui communiquent entre elles ainsi qu'avec le canal hépatique correspondant. Ces cavités sont revêtues d'une simple couche de cellules glandulaires². Le pancréas est donc ici représenté par la paroi même des canaux hépatiques.

En résumé, les seuls organes glandulaires, dont les sécrétions se rendent dans le tube digestif des Céphalopodes, sont : les glandes salivaires, le foie et le prétendu pancréas. On ne trouve rien dans l'estomac de ces animaux qui rappelle les glandes pepsiques des vertébrés. Je reviendrai d'ailleurs sur ce point.

¹ Remarquons en passant chez l'*Ommatostrephes* cette tendance à n'avoir qu'un seul canal excréteur pour chacun de ses deux systèmes glandulaires. On n'en voit qu'un pour le système salivaire; et pour le système hépatique la tendance que je signale est très marquée.

² VIGELIUS. Ouvrage cité, p. 13.

L'extraction des sucs digestifs, ou des ferments que sécrètent ces trois sortes d'organes, présentait des difficultés particulières. Il ne fallait pas songer à effectuer la ligature des canaux des glandes, pour adapter ensuite une canule, comme cela se pratique avec les animaux supérieurs. Ces canaux sont en effet, pour la plupart, d'une petitesse extrême, et, en raison de leur facile contractilité, une pareille opération n'amènerait aucun résultat. Je l'ai tentée, cependant, sur les canaux hépatiques de poulpes de forte taille, et l'essai a été suivi de succès. J'en parlerai plus loin avec détails.

On a proposé, pour trancher ces difficultés, des procédés qui ne sont pas à l'abri de toute critique. Néanmoins, comme ils sont les seuls, et qu'il paraît douteux qu'on en puisse imaginer d'autres, il n'y a pas lieu de choisir. La connaissance des points faibles d'une recherche suffit d'ailleurs d'ordinaire à éviter l'erreur.

Ainsi, on peut premièrement remplacer le suc de la glande par le liquide obtenu en filtrant une macération du tissu de cette glande avec de l'eau. Si, par exemple, ce liquide transforme l'amidon en sucre, ou digère l'albumine, c'est que la glande produit un ferment diastasique ou un ferment digestif des matières protéiques. Cependant, comme l'a déjà fait remarquer Cl. Bernard¹, cette propriété de donner une infusion capable d'agir sur l'empois d'amidon ne caractérise pas uniquement certains tissus glandulaires : « elle appartient à tous les tissus muqueux en général ». Il convient de tenir compte, pour émettre une conclusion, de la rapidité de l'action du liquide, et, pour le cas de l'action diastasique en particulier, de la quantité d'amidon saccharifié. Si un suc digestif renferme de la diastase, l'action saccharifiante peut être constatée presque immédiatement, au lieu que la transformation à laquelle donnent lieu les tissus muqueux est toujours faible et longue à se produire.

Il ne serait pas impossible d'ailleurs que beaucoup de ces actions lentes soient produites par des végétaux inférieurs, qui se dévelop-

¹ *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 167.

pent facilement dans les liquides organiques et sécrètent des ferments solubles (peptiques ou diastasiques) à l'aide desquels ils décomposent les matériaux que renferment ces liquides et s'en nourrissent. C'est le cas pour un certain nombre de bactéries¹ et de champignons inférieurs qui produisent de la diastase et les ferments des matières albuminoïdes². Il faut donc que l'expérience soit faite rapidement, ou que, par un artifice, les liquides soient maintenus à l'abri des germes extérieurs.

Une deuxième manière d'étudier les propriétés digestives d'une glande consiste à rechercher le ferment dans la glande et à l'extraire, quand il existe. On s'appuie pour cela, sur ce que l'alcool le précipite de ses dissolutions aqueuses, sans le détruire. On découpe donc la glande immédiatement après son extraction de l'animal vivant, on l'écrase et on l'additionne de 8 à 10 volumes d'alcool à 90 degrés. On laisse déposer, on décante, on jette sur un filtre et on lave le produit par de l'alcool à 90 degrés, jusqu'à ce que celui-ci passe sans retenir aucun produit en dissolution.

Ce qui reste sur le filtre renferme le ferment ainsi que d'autres matières albuminoïdes solubles dans l'eau, mais qui, pour la plupart, sont coagulées et rendues définitivement insolubles par leur contact avec l'alcool.

On dessèche dans un fort courant d'air ou dans le vide ; on pulvérise et on met la poudre à macérer dans deux fois son poids d'eau distillée. La solution aqueuse, décantée, est filtrée ; on traite le résidu par de nouvelle eau et on jette le tout sur le filtre. On obtient ainsi un liquide tenant le ferment en dissolution. On l'additionne d'alcool à 95 degrés. Il se fait un précipité qu'on laisse déposer. On décante l'alcool, on en ajoute de nouveau, etc. Après deux ou trois décantations, suivant l'importance du précipité, on jette sur un filtre sans plis et on lave à l'alcool absolu. En dernier lieu, on sèche dans un

¹ J. WORTMANN, *Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bacterien* (*Zeitschrift für physiologische chemie*, 1882, t. VI, p. 237).

² DUCLAUX, *Microbiologie*, p. 190 et suiv., p. 639 et suiv.

courant d'air ou dans le vide ; on pulvérise et l'on conserve dans un flacon sec et bien bouché. Le produit reste actif très longtemps.

Ce procédé est à peu près celui qu'employait Mialhe¹ pour la préparation de la ptyaline de la salive. Une dernière précipitation par l'alcool donne un produit plus pur, et un dernier lavage à l'alcool absolu permet de dessécher complètement le produit en quelques heures.

Cl. Bernard² a fait, relativement à l'emploi de ce procédé d'extraction du ferment des glandes, quelques observations qui lui enlèveraient de sa valeur dans la recherche de la diastase. Il a découvert que tous les tissus muqueux peuvent acquérir, lorsqu'on les a fait macérer dans l'alcool, la propriété de transformer l'amidon en sucre. Le procédé ne pourrait donc être mis en pratique que pour l'extraction du ferment d'un liquide. Je répéterai ici, relativement à l'observation de Cl. Bernard, ce que je disais plus haut, à savoir qu'il n'y a sans doute pas là de propriété acquise par le tissu, mais peut-être l'action du ferment sécrété par une moisissure qui se serait développée dans le temps de la macération aqueuse. Quoi qu'il en soit, j'ai employé ce procédé parallèlement à celui qui a été exposé en premier lieu, et les résultats ont toujours été identiques : positifs ou négatifs, suivant les glandes.

Un troisième mode d'extraction, qui n'est qu'une modification du précédent, consiste à faire intervenir la glycérine comme dissolvant du ferment et à précipiter ensuite celui-ci par l'alcool. Ce procédé est de Wittich³. On peut lui opposer les mêmes critiques qu'à celui de Mialhe.

On voit par ce qui précède que le premier procédé est encore celui qui offre le plus de garanties. Les deux autres ne permettent

¹ *Mémoire sur la digestion et l'assimilation des matières amyloïdes et sucrées*, 1846, p. 43.

² *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 375.

³ WITTICH, *Königsb. med. Jahrb.*, III, p. 496, cité par Gorup-Besanez. *Chimie physiologique*, p. 661.

de conclusion, quant à la diastase, que lorsque le résultat est négatif; dans le cas contraire, il est difficile d'affirmer si le ferment diastatique est une sécrétion habituelle de la glande, ou si le traitement lui a donné naissance.

Il faudrait pourtant y avoir recours, si la glande examinée renfermait normalement du sucre : on ne pourrait pas, en effet, effectuer autrement la séparation du ferment diastatique de ce dernier corps, et l'on comprend que cette séparation doit être faite avant de rechercher si l'on a affaire à une glande douée de la propriété saccharifiante.

IV

ACTION DES LIQUIDES DIGESTIFS DES CÉPHALOPODES SUR LES HYDRATES DE CARBONE.

I. *Amidon cru*. — On a vu¹ que, d'après Jousset de Bellesme, le liquide sécrété par le foie du poulpe ne peut saccharifier l'amidon, tandis que, d'après les autres physiologistes qui se sont occupés de la question, ce même liquide est éminemment propre à effectuer cette saccharification. Il pouvait se faire que cette contradiction fût plus apparente que réelle : M. Jousset ayant en effet opéré sur l'amidon cru, tandis que les autres observateurs avaient exclusivement expérimenté sur l'amidon hydraté (amidon en empois).

J'ai donc repris tout d'abord les expériences de M. Jousset de Bellesme. Je me suis servi, à cet effet, de la fécule de pommes de terre, de préférence aux divers amidons du commerce, par cette raison, que cette fécule est préparée industriellement avec le secours de l'eau seulement, sans l'intermédiaire d'aucun agent chimique. Elle présente pourtant un inconvénient : c'est d'être toujours accompagnée de glucose. Pour s'en assurer, il suffit d'en prendre une petite quantité, de la délayer dans l'eau, de jeter sur un filtre et d'essayer la liqueur filtrée par le réactif cupro-potassique. Il se produit, soit

¹ Page 9.

sur-le-champ, soit après quelque temps de repos, un précipité rouge de sous-oxyde de cuivre.

Il suffit, pour se débarrasser de ces traces de sucre, de laver la fécule jusqu'à ce que l'eau de lavage, traitée par la liqueur cupropotassique, ne donne plus de précipité. Le produit desséché dans un courant d'air se conserve ensuite indéfiniment. On peut même délayer la fécule ainsi purifiée dans de l'eau distillée froide et constater après cinq ou six jours qu'il ne s'est pas encore formé de traces de sucre.

Ces précautions ne suffisent pas encore, il faut, lorsqu'on recherche si la fécule a été attaquée par les sucs digestifs, tenir compte de certaines particularités importantes : premièrement, relativement à l'essai par la teinture d'iode. On sait que ce réactif colore en bleu l'amidon, et ne donne plus de coloration, lorsque l'amidon est saccharifié. Or, lorsqu'on ajoute de la teinture d'iode à un mélange de fécule brute et de liquide, provenant de la trituration du foie d'un Céphalopode avec de l'eau, les premières gouttes ne produisent aucune coloration ; en sorte que, si l'on s'en tenait à cette indication, on conclurait à la transformation de la fécule, alors que, comme on peut s'en assurer au microscope, les grains sont intacts. Ce fait, déjà connu, doit tenir à ce que l'iode se porte d'abord sur les matières albuminoïdes de préférence à l'amidon¹.

Deuxièmement, relativement à la recherche du sucre par la liqueur cupro-potassique. Le foie des Céphalopodes, comme je le montrerai dans un chapitre spécial, renferme un ferment digestif des matières protéiques. Ce ferment après trituration du foie se trouve en contact intime avec les débris de tissus qu'il ne tarde pas à transformer en peptones. Les peptones donnent avec la liqueur

¹ On trouve, dans les Comptes rendus (t. LXXXIII, p. 225), une note de M. Ed. Puchot, dont les conclusions sont conformes à cette explication. « Etant données de l'albumine et une solution d'amidon, celui-ci n'est coloré que par un grand excès d'eau iodée. L'albumine agit sans doute en s'emparant de l'iode. En effet, elle décolore complètement la solution de ce corps. »

cupro-potassique une coloration violette très intense, en présence de laquelle il est difficile de décider s'il y a réduction. Au reste, les ferments solubles, l'émulsine en particulier, probablement par les matières albuminoïdes qui les accompagnent, donnent lieu avec la liqueur cupro-potassique à une réaction semblable. Voici le procédé auquel je me suis arrêté pour éviter cette coloration :

Le mélange de fécule et de liquide hépatique à examiner est additionné de 4 volumes d'alcool à 90 degrés. On laisse reposer et l'on filtre. On évapore au bain-marie le liquide alcoolique, on reprend par l'eau, on filtre et l'on essaye le liquide filtré. En traitant par l'alcool on élimine la majeure partie des peptones : en évaporant à 100 degrés, on précipite une matière albuminoïde que l'eau ne redissout pas.

Malgré ce traitement, on n'arrive pas toujours à éviter complètement la coloration. Certaines peptones, en effet, sont solubles en petites proportions dans l'alcool, même concentré. Aussi ai-je dû recourir, dans plusieurs cas douteux, à la fermentation alcoolique.

En résumé, lorsque, au microscope, les grains m'ont paru être restés intacts ; lorsque la teinture d'iode, ajoutée en quantité suffisante, m'a donné la coloration bleue caractéristique ; lorsque la liqueur cupro-potassique n'a pas été réduite ou, cette réduction étant douteuse, quand la levure de bière n'a déterminé aucune fermentation, j'ai conclu à la non-existence d'un ferment digestif de la fécule brute.

Voici maintenant le détail des expériences :

1^o RECHERCHES FAITES SUR UN POULPE, 23 août ; température, 15 à 20 degrés. — a. *Glandes salivaires supérieures*. — Le liquide obtenu en triturant les glandes avec l'eau est limpide, non visqueux et très légèrement acide. On le mélange avec de l'amidon. On en fait deux portions que l'on met chacune dans un petit tube fermé par un bout.

Après vingt-quatre heures, le contenu de l'un des tubes est traité comme il a été dit pour la recherche du sucre. Pas de réduction avec la liqueur cuivrique, coloration avec l'eau iodée.

Après quarante-huit heures, le contenu du deuxième tube est traité de la même manière; même résultat.

b. *Glandes salivaires inférieures*. — Le liquide résultant du traitement de la glande par l'eau est incolore, mais très visqueux, même après qu'on l'a étendu d'eau. On le partage également en deux parties après l'avoir mélangé avec de la fécule. On constate, après vingt-quatre heures, et aussi après quarante-huit heures, que l'amidon n'est pas transformé. A ce moment, le mélange répand une odeur sulfureuse.

c. *Foie*. — Le liquide obtenu avec la substance du foie est jaune foncé, tirant sur le brun, trouble. Mélangé avec des grains de fécule, il fournit, après vingt-quatre heures, comme après quarante-huit heures, un extrait alcoolique donnant avec la liqueur cupro-potassique une coloration violette intense, due sans doute aux peptones dont j'ai expliqué plus haut la formation, et suffisante pour masquer toute action réductrice. Il n'y a donc aucune conclusion à tirer de ce résultat.

Avant de procéder à l'opération précédente, et immédiatement après avoir ouvert l'animal vivant, on avait lié les deux canaux biliaires à leur entrée dans l'intestin spiral. Ensuite, on avait enlevé le foie en y laissant attachés les canaux et l'intestin en question pour le suspendre durant environ un quart d'heure, les canaux étant par en bas. Dans ces conditions, ceux-ci se sont remplis d'un liquide brun renfermant de petites granulations brunes.

Ce liquide ne doit pas être considéré comme représentant la sécrétion hépatique normale, du moins telle qu'elle est au moment de la digestion de l'animal. Le poulpe sur lequel j'expérimentais était à jeun. Ce point sera d'ailleurs examiné plus loin.

Quoi qu'il en soit, ce liquide est additionné de fécule. Après vingt-quatre heures, le traitement ordinaire ne révèle aucune formation de sucre. Il ne se produit pas non plus de coloration violette par la liqueur cupro-potassique, ce qui semble confirmer ce qui a été avancé précédemment : à savoir que cette coloration est bien due à des

peptones fabriquées par le ferment peptique du foie agissant sur les tissus de cet organe.

d. *Pancréas*. — On détache avec précaution une portion du tissu du pancréas en ayant soin de ne pas aller profondément pour ne pas prendre en même temps quelque partie du foie. Le liquide extrait de ce tissu ne donne lieu à aucun changement de l'amidon, ni après vingt-quatre heures, ni après quarante-huit heures.

2^e RECHERCHES FAITES SUR UN DEUXIÈME POULPE, 30 août; température, 15 à 20 degrés. — Les glandes salivaires, le pancréas donnent les mêmes résultats que ceux qui sont indiqués ci-dessus; c'est pourquoi je n'insiste pas. Pour ce qui est du foie, on achève l'opération de la façon suivante : on reprend l'extrait alcoolique par l'eau, on porte à l'ébullition, il se fait un léger précipité que l'on sépare par filtration. On essaye alors le liquide avec la liqueur cupro-potassique : il ne se produit qu'une coloration violette très faible, et pas de précipité de sous-oxyde de cuivre.

Mais on pouvait supposer que la présence d'une petite proportion de peptones avait empêché la précipitation de l'oxydure de cuivre et avait masqué par conséquent le glucose formé¹. C'est pourquoi l'on examine ensuite le liquide par fermentation. Pour cela, on met dans un tube fermé par un bout la liqueur aqueuse avec de la levure de bière préalablement lavée sur un filtre. A ce tube est adapté un bouchon que traverse un petit tube en verre recourbé. Celui-ci se rend directement dans un petit flacon contenant de l'eau de chaux. S'il se dégage de l'acide carbonique, cet acide, en traversant l'eau de chaux, donnera un précipité de carbonate. Après quarante-huit heures, la température étant de 20 degrés pendant le jour, il ne s'est produit aucun précipité. Il n'y a donc pas de sucre dans le liquide essayé. Un second appareil, monté comme le précédent, mais dans lequel on ajoute à la levure de bière quelques centigrammes de sucre

¹ Cl. BERNARD, *Leçons de physiologie expérimentale*, t. I, p. 459, et t. II, p. 426, et BERTHELOT, *Expérience rapportée par Cl. Bernard*, même ouvrage, t. I, p. 460.

interverti, présente, au contraire, déjà après vingt-quatre heures, un précipité très apparent de carbonate de chaux.

Je ne relate pas les autres recherches que j'ai faites avec des poulpes à jeun ou en digestion, parce qu'elles m'ont toujours fourni les mêmes résultats négatifs. Pour la même raison, je passerai très rapidement sur les observations relatives à la seiche et au calmar.

3° RECHERCHES FAITES SUR UNE SEICHE EN DIGESTION, 26 août; température, 15 à 20 degrés. — Les glandes salivaires uniques de la seiche fournissent, par trituration avec l'eau, un liquide encore plus visqueux que celui qu'on obtient, dans les mêmes conditions, avec les glandes salivaires inférieures du poulpe. Aussi est-on obligé de passer à travers un linge fin, la filtration étant impossible. Ce liquide est acide. Il ne produit pas d'ailleurs la saccharification de l'amidon, non plus que le foie ni le pancréas. Ce dernier organe étant ici facile à isoler, au moins par portions, il y avait intérêt à l'essayer particulièrement.

4° RECHERCHES FAITES SUR UN CALMAR. — Le contenu de l'estomac d'un calmar, mort depuis quatre ou cinq heures, est filtré; puis on ajoute au liquide limpide de la fécule. Celle-ci n'est pas attaquée pendant les vingt-quatre heures que dure l'expérience.

Ainsi, aucune des différentes glandes digestives du poulpe, de la seiche et très probablement du calmar ne renferme de ferment capable d'agir à la température ordinaire sur la fécule de pommes de terre brute. Il était intéressant de voir si, en élevant quelque peu la température, sans se rapprocher toutefois de celle à laquelle la fécule se transforme en empois, on pouvait déterminer la saccharification totale ou partielle de cette fécule.

J'ai adopté, pour résoudre la question, une marche un peu différente de ce qui précède, et je n'ai cru utile de faire d'essais que relativement au foie. On a vu plus haut comment on extrait d'une glande le ferment diastasique, ou plutôt, un mélange de divers ferments et de certaines matières albuminoïdes¹; c'est seulement sur ce mélange que j'ai opéré.

¹ Page 21.

Qu'il provienne du foie du poulpe ou de celui de la seiche, il donne une solution presque inodore, légèrement ambrée, claire, quoique un peu visqueuse, moussant fortement par l'agitation. Cette solution, additionnée de fécule, est maintenue dans une étuve, à la température de 35 degrés. Un tube, renfermant de l'eau et de la fécule, est placé dans les mêmes conditions. Après vingt-quatre heures, on essaye les deux produits d'après le procédé ordinaire. Il n'y a aucune trace de sucre, ni dans le tube témoin, ni dans le tube contenant la matière supposée fermentaire.

Les expériences qui précèdent ont donc donné des résultats identiques à ceux que des expériences analogues avaient fournis à M. Jousset de Bellesme. Mais s'ensuit-il que l'on doive conclure à l'absence de la diastase dans les liquides digestifs des Céphalopodes? A ce compte, ni la salive ni le suc pancréatique de l'homme ne renfermeraient de diastase, puisque ces liquides n'agissent pas sur l'amidon cru à la température ordinaire.

En réalité, la saccharification de l'amidon cru dans l'économie est un problème sur lequel nous n'avons encore que des données très incomplètes¹. Cl. Bernard supposait que l'amidon cru est d'abord hydraté dans l'estomac, ce qui permet ensuite sa digestion dans l'intestin grêle par la diastase du pancréas². L'expérience n'a pas justifié cette supposition.

Quoi qu'il en soit, il n'en est pas moins probable que la digestion de l'amidon cru est le résultat de deux réactions successives³. Nous ne connaissons bien que la deuxième, et c'est celle-ci seulement — saccharification de l'empois — qui jusqu'alors, pour les physiologistes, a caractérisé la présence de la diastase dans un liquide digestif ou dans une glande. C'est ici, par conséquent, que je dois exposer les recherches que j'ai faites avec l'amidon hydraté.

II. *Amidon hydraté.* — Pour avoir de l'amidon hydraté, tout à fait

¹ DUCLAUX, *Microbiologie*, p. 577 et suiv.

² Cl. BERNARD, *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 401 et 456.

William ROBERTS, *les Ferments digestifs*, traduction française, p. 22.

exempt de sucre, on prend de la fécule purifiée, 5 grammes, qu'on délaye dans 20 centimètres cubes d'eau froide. On ajoute assez rapidement au mélange, en agitant convenablement, 280 grammes d'eau bouillante. La température extérieure étant 18 degrés, celle du liquide, à la fin de l'addition d'eau, ne dépasse jamais 76 ou 77 degrés. On obtient ainsi un produit liquide, que l'on peut prendre avec une pipette, et qui, par conséquent, se prête bien à l'expérimentation. Il ne donne aucune réduction de l'oxyde de cuivre. Si on l'examine au microscope, on voit que les grains sont intacts et seulement gonflés par l'absorption de l'eau.

En s'arrangeant de façon à ce que, après refroidissement, l'empois occupe un volume déterminé, 300 centimètres cubes par exemple, il devient propre à faire des recherches quantitatives d'une précision suffisante. On atteint ce résultat en marquant dans un vase à précipiter l'endroit où affleurent 300 grammes d'eau à 77 degrés, et en additionnant l'empois d'eau à cette température jusqu'à ce qu'il occupe le volume ainsi déterminé.

En traitant la fécule, comme dans la préparation ordinaire de l'empois, c'est-à-dire en la chauffant après l'avoir délayée dans l'eau froide, jusqu'à l'ébullition, il se fait toujours du sucre réducteur, sans doute parce que certaines portions en contact avec le vase sont portées à une température élevée. On ne peut d'ailleurs conserver longtemps, sans altération, l'amidon hydraté. Après cinq jours, il commence à réduire — plus tôt même, si la température ambiante est élevée — et la réduction va en s'accroissant. Il convient donc d'en préparer toujours au moment du besoin et de ne faire aucune expérience de trop longue durée. Une bonne précaution est de mettre de côté une portion du liquide amylicé et d'en faire l'essai en même temps qu'on fait celui du produit en expérimentation. Si le liquide témoin renferme du sucre, l'opération est à recommencer.

1° RECHERCHES. POULPE, 30 août; température, 15 à 20 degrés.
— a. *Glandes salivaires*. — Le liquide provenant de la macération des glandes salivaires inférieures ou supérieures d'un poulpe, addi-

tionné d'amidon hydraté, ne donne aucune réduction de l'oxyde de cuivre, après vingt-quatre heures de contact.

b. *Foie*. — Une portion du foie a été traitée ainsi qu'il suit : on a préparé deux tubes avec un mélange de liquide hépatique et d'amidon hydraté : pour être essayés l'un après vingt-quatre heures, l'autre après quarante-huit heures. Dans les deux cas, même résultat. Le liquide provenant des traitements par l'alcool a donné, avec la liqueur cupro-potassique, un précipité jaune. L'oxydule de cuivre, tel qu'il se précipite dans les réductions ordinaires de la liqueur cupro-potassique, est rouge. Aussi, bien que je me sois assuré que le précipité jaune ci-dessus renfermait du cuivre, j'ai considéré que l'expérience n'était pas concluante.

c. *Pancréas*. — On a séparé soigneusement une portion du tissu pancréatique ; on l'a fait macérer avec de l'eau, et le liquide filtré a été abandonné, avec un peu d'empois d'amidon, pendant vingt-quatre heures ; après quoi, l'essai fait dans les conditions ordinaires a donné naissance à un précipité très net d'oxydule de cuivre. Il y avait donc eu saccharification de l'empois.

2° RECHERCHES. POULPE, 8 septembre ; température, 13 à 20 degrés. — Dans cette seconde série de recherches, je me suis attaché non seulement à voir s'il y avait eu formation de sucre, mais encore à constater, à la fin de l'expérience, l'action de la teinture d'iode sur l'amidon traité.

Les glandes salivaires supérieures ou inférieures n'ont donné lieu à aucune transformation, et au moment de la recherche du sucre, c'est-à-dire après vingt-quatre heures, la teinture d'iode colorait encore en bleu le mélange.

Avec le foie et le pancréas, la réduction de l'oxyde de cuivre a été très nette, et le mélange ne se colorait plus par l'iode.

3° RECHERCHES. POULPE EN DIGESTION, 20 septembre ; température, 15 à 18 degrés. — a. *Glandes salivaires*. — Pas d'action.

b. *Foie*. — A peine le mélange du liquide hépatique a-t-il été fait avec l'amidon, que l'iode n'a plus donné lieu à aucune coloration,

sauf sur quelques particules. Le lendemain, réduction très nette.

c. *Intestin spiral*. — On s'est d'abord assuré que le contenu de l'intestin spiral ne renfermait pas de sucre. Pour cela, on en a évaporé une portion au bain-marie; on a repris le résidu par l'alcool, et l'on a soumis à l'essai le liquide alcoolique. L'autre portion, après filtration, a été additionnée d'empois d'amidon. Le lendemain, il s'était fait dans ce mélange une quantité notable de sucre.

Afin de voir si un autre liquide renfermant des matières albuminoïdes ne pouvait pas donner lieu à une saccharification de l'amidon, on a mis ensemble du sang de poulpe et de l'empois. Il ne s'est pas produit de sucre.

Il était indispensable de s'assurer si l'on obtiendrait avec un autre Céphalopode des résultats identiques aux précédents.

Le 9 septembre, une seiche à jeun est sacrifiée. Le liquide salivaire ne produit aucune action. Avec le liquide hépatique on n'obtient qu'une réduction très faible. Avec le pancréas, au contraire, la réduction est nette, et l'action de l'iode sur le mélange nulle à la fin de l'expérience.

Deux autres seiches à jeun me donnent, le 12 et le 17, des résultats semblables.

On sacrifie alors des seiches en digestion. Les résultats sont beaucoup plus nets et un peu différents. Les liquides salivaires sont toujours inactifs; mais le liquide de macération du foie, de même que le liquide pancréatique, se montre éminemment propre à transformer l'amidon en sucre. Cette transformation, ou plutôt le commencement de cette transformation, est si rapide que, dès après le mélange des liquides et de l'amidon, celui-ci a déjà perdu la propriété d'être coloré en bleu par l'iode.

On voit, par les faits qui viennent d'être exposés, que si la propriété de transformer l'amidon hydraté en sucre appartient aux liquides provenant de deux organes: foie et pancréas, les expériences indiquent pour les différents individus étudiés de notables variations dans la puissance saccharifiante de ces mêmes organes. Ces diffé-

rences doivent être attribuées à l'état de digestion des animaux en expérimentation. Si l'animal est à jeun, la saccharification est faible. Chez les Céphalopodes, comme chez les animaux supérieurs, il y a dans ce cas ralentissement et même arrêt de la sécrétion et, conséquemment, de la production du ferment. Au contraire, si l'animal vient de prendre sa nourriture, l'action est rapide, considérable.

Voici, en dernier lieu, une observation qui me paraît concluante. Un poulpe, conservé dans le parc de Roscoff, dans des conditions qui ont été indiquées précédemment, fut trouvé, une demi-heure environ après qu'on lui avait donné des crabes, en train de manger l'un de ceux-ci. On le rapporta, ainsi que les restes de son repas, au laboratoire, et l'animal et sa proie furent mis dans un aquarium. Le poulpe reprit immédiatement son repas interrompu, sans paraître autrement contrarié de son changement de domicile.

Au reste, on ne peut que deviner ce qui se passe. Le poulpe maintient le crabe tout près de la mandibule, dans la cavité limitée par les bras et la membrane qui les relie à leur base, et il le mange pour ainsi dire sans mouvement extérieur apparent. Sous ce rapport, poulpes et seiches se conduisent de même.

Après trois quarts d'heure, l'animal, ayant rejeté les débris du crabe, fut sacrifié. Le jabot était plein ainsi que l'estomac. Les deux canaux hépatiques furent liés immédiatement sur l'animal vivant au niveau même de leur entrée dans l'intestin spiral¹. Au bout de dix mi-

¹ La vivisection chez le poulpe présente quelques difficultés. On sait qu'on a l'habitude de maintenir l'animal sur une planche, en fixant chacun de ses bras à l'aide de fortes pointes. C'est précisément cette première opération qui est délicate. Le poulpe s'attache avec ses bras garnis de ventouses aux objets environnants, et s'échappe des mains de l'opérateur d'autant plus facilement que son corps est mou et visqueux. Si l'on veut résister en serrant davantage, on s'expose à léser quelque organe intérieur. Le mieux est d'étendre sur une table un lambeau de toile de 50 à 60 centimètres de côté. Sur cette toile, et au milieu, on met la planche sur laquelle on doit fixer le poulpe. Elle a de 20 à 25 centimètres de côté. D'une main on maintient le mollusque, de l'autre on cloue les tentacules. Le poulpe essaie bien, tout d'abord, de s'échapper; mais, ses ventouses n'ayant pas de prise sur la toile, il ne tarde pas à se résigner.

nutes, les deux canaux furent percés et le liquide qu'ils contenaient recueilli dans un verre de montre. On en obtint environ 10 gouttes. C'est un liquide tout à fait incolore, limpide, très peu filant, rappelant la salive mixte après filtration. Il est donc bien différent de ce liquide brunâtre rempli de débris de cellules qui ne tarde pas à descendre dans les canaux hépatiques et même dans l'intestin spiral lorsqu'on suspend le foie frais d'un poulpe à jeun avec ces derniers organes¹. Il est probable que c'est ce dernier liquide que Cuvier a décrit lorsqu'il dit que la bile du poulpe est un liquide jaune orangé².

Quoi qu'il en soit, on a ajouté à ce liquide 5 centimètres cubes d'empois. Presque immédiatement après, le mélange essayé à l'eau iodée ne donnait plus de coloration, et l'examen microscopique montrait que les grains d'amidon, très visibles et seulement gonflés avant l'addition de la bile, avaient disparu. Le lendemain, il était manifeste que tout l'amidon était saccharifié.

Cette dernière expérience démontre d'une façon péremptoire que le foie ou le pancréas, ou tous les deux — car ces organes possèdent les deux mêmes canaux évacuateurs — donnent naissance à un ferment capable de transformer, et cela aussi rapidement que le fait la salive, l'amidon en sucre. Je reviendrai sur l'interprétation qu'il faut donner à tous ces résultats.

Le contenu de l'intestin spiral du même poulpe possédait également la propriété de saccharifier très rapidement l'empois.

Les ferments extraits des glandes, soit par l'alcool simplement, soit par la glycérine et l'alcool, ne se conduisent pas tout d'abord avec l'amidon hydraté comme le liquide sécrété naturellement, bien qu'en fait le sens de l'action et le résultat auquel elle mène soient identiques. Peut-être le ferment n'a-t-il pas toute sa puissance au moment de sa dissolution dans l'eau? Son action ne se traduit pas

¹ Voir page 26.

² CUVIER, ouvrage cité, t. II, p. 453. Dans son *Mémoire sur la physiologie de la Seiche*, P. Bert insiste également sur le fait que la sécrétion du foie de ce mollusque est incolore, p. 120.

par une disparition immédiate de la propriété qu'a l'amidon de se colorer en bleu avec l'eau iodée. Cette propriété persiste même plusieurs heures. Ainsi, avec 20 centigrammes de ferment hépatique du poulpe et 10 centimètres cubes de liquide amylacé, l'iode donnait encore une teinte violette après quatre heures de contact. Au bout de vingt-quatre heures la coloration était jaune. C'est, comme on sait, la teinte correspondant à l'une des dernières dextrines produites dans l'action de la diastase sur l'amidon hydraté. L'essai à la liqueur cupro-potassique indiquait d'ailleurs, à ce moment, qu'il y avait beaucoup de sucre réducteur de formé.

Des essais analogues ont été faits à l'aide de ferments obtenus avec le foie de la seiche, le pancréas du poulpe et celui de la seiche. Les résultats ont été identiques à ceux qu'avaient donnés les glandes elles-mêmes.

J'ajouterai, en dernier lieu, qu'un essai, fait sur l'empois avec le contenu filtré de l'estomac d'un calmar mort depuis quatre ou cinq heures, a donné également un résultat positif, c'est-à-dire que l'amidon a été saccharifié (15 septembre 1881).

L'existence dans les sécrétions du foie et du pancréas des Céphalopodes d'un ferment soluble saccharifiant l'amidon hydraté étant ainsi définitivement établie, il n'était pas sans intérêt de rechercher si l'action exercée par ce ferment sur la matière amylacée est la même que celle qui est exercée sur la même matière par la diastase des animaux supérieurs, par la diastase salivaire par exemple ; une telle recherche n'ayant jamais été faite.

On sait depuis longtemps que le produit final de l'action des acides dilués sur l'amidon est du glucose. Kirschhoff l'avait montré en 1811 en même temps qu'il annonçait qu'il se forme d'abord des corps intermédiaires de la famille des dextrines. Lors de la découverte de l'action de la salive sur l'amidon, par Leuchs (1831), puis de la diastase de l'orge germé, par Payen et Persoz (1836), on admit par analogie que l'action de ces deux ferments est identique à celle des

acides ; et cette opinion que la salive et la diastase de l'orge germé donnent, en agissant sur l'amidon, du glucose comme sucre s'est perpétuée jusque dans ces derniers temps.

Dubrunfaut avait pourtant annoncé, dès 1847¹, qu'il n'y a pas identité entre le glucose et le sucre qui se produit par l'action de l'orge germé sur l'empois. Ce dernier sucre, auquel il donna le nom de *maltose*, possède, d'après lui, un pouvoir rotatoire trois fois plus grand que celui du glucose ordinaire.

Mais son travail passa presque inaperçu et l'on continua à considérer le sucre du malt comme du glucose jusqu'à l'époque (1872) où Cornelius O'Sullivan², dans ses *Recherches sur la transformation de l'amidon*, fut venu confirmer le fait avancé par Dubrunfaut. Avec O'Sullivan, d'autres chimistes : Schulze³, Marker⁴, Musculus et Grüber⁵, etc., étudièrent les propriétés et les conditions de formation du nouveau sucre, et il fut établi définitivement que la diastase du malt, en agissant sur l'empois d'amidon, donne naissance à du maltose et à des dextrines.

O'Sullivan s'était borné à l'étude de l'action de la diastase végétale. Musculus et de Mering⁶ entreprirent de rechercher celle de la diastase animale. Il y avait lieu de supposer que ce dernier ferment donnerait naissance au même sucre et aux mêmes transformations que le premier. C'est en effet la conclusion à laquelle les conduisirent les résultats de leurs recherches.

D'après ces expérimentateurs, la salive et le suc pancréatique fournissent avec l'amidon hydraté les mêmes produits de dédoublement que la diastase, à savoir : dextrines réductrices, maltose et

¹ DUBRUNFAUT, *Note sur le glucose (Annales de chimie et de physique, 3^e série, t. XXI, p. 178).*

² *Action de l'extrait de malt sur l'amidon (Journal of the Chemical Society, juillet 1872. Traduction dans le Moniteur scientifique, 3^e série, t. IV, p. 210, 1874).*

³ *Ueber Maltose (Berich. d. deuts. Chem. Gesellsch., t. VII, p. 1047).*

⁴ *Ueber Maltose (Berich. d. deuts. Chem. Gesellsch., t. X, p. 2234).*

⁵ *Ein Beitrag zur Chemie der Stärke (Zeitschrift f. phys. Chemie, t. II, p. 177).*

⁶ *Ueber die Umwandlung von Stärke und glycogen durch Diastase, Speichel, Pankreas und Leberferment (Zeitschrift f. ph. Ch., t. II, p. 403).*

glucose. Lorsque la salive a achevé son action sur l'empois d'amidon, le pouvoir réducteur du produit à l'égard de l'oxyde de cuivre se trouve être de 52, si l'on représente par 100 celui qu'aurait un poids de glucose égal au poids de matières fixes produites par l'action de la salive sur l'amidon.

Le mélange renferme une quantité de glucose égale à environ 1 pour 100 de la fécule employée et une proportion de maltose égale à 70 pour 100.

D'après O'Nasse, dont le travail parut à la même époque¹, les ferments salivaires et pancréatiques ne produiraient pas de glucose. Il se formerait sous leur influence un sucre particulier inconnu auquel il donne le nom de *ptyalose*, différent du maltose. Les ferments donneraient naissance en même temps à une dextrine non réductrice. En outre, le pouvoir réducteur de l'amidon n'arriverait pas au-delà de 45 ou 47 sous l'influence de la salive.

L'existence de la ptyalose n'est acceptée aujourd'hui par personne.

Relativement à la quantité maximum de maltose que peut fournir un poids donné d'amidon, on a vu plus haut que Musculus et de Mering l'évaluent à 70 pour 100 de la fécule employée. O'Sullivan a publié des formules représentant la réaction diastasique desquelles il ressort que 100 parties d'amidon peuvent fournir 70.37 de maltose. D'après la formule de Marker, on pourrait en obtenir 79.4, tandis que Baswitz² prétend qu'il n'a jamais pu dépasser 67.3.

On voit, en définitive, que les chimistes qui ont étudié les transformations que subit l'amidon sous l'influence des ferments diastatiques ne sont pas complètement d'accord, en sorte qu'il est permis de supposer qu'il reste encore quelques points à éclaircir de ce côté.

Je ne pouvais songer, quant à moi, à chercher à contrôler ces résultats dans l'espoir d'arriver à comparer plus facilement et avec cer-

¹ *Bemerkung zur Physiologie des Kohlenhydrate (Pflüger's Archiv, t. XIV).*

² BASWITZ, *Zur kennntniss Diastase (Bericht d. deutsch. Chem. Gesel., t. XII, p. 1827).*

titude l'action de la diastase des Céphalopodes avec celle des ferments diastasiques connus. Je suis convaincu, d'ailleurs, que les variations dans les résultats observés par les divers expérimentateurs dont je viens de parler, tiennent en grande partie aux propriétés variables de l'amidon employé, et par conséquent sont indépendantes de l'habileté de l'expérimentateur.

En fait, pour qu'une comparaison puisse être établie, il faut que le point de comparaison soit fixe et non variable. Ainsi, ce serait s'illusionner que chercher à comparer l'action de deux quantités égales de chaque ferment exercée dans des conditions identiques, car les ferments ne peuvent être isolés à l'état pur, et par conséquent on ne peut en estimer la quantité.

Il me semble, à supposer que l'amidon ait un dédoublement fixe connu ou inconnu, qu'on peut, sans se préoccuper de ce dédoublement, arriver à une comparaison à l'abri de toute critique en opérant ainsi qu'il suit :

1° On traite pendant un excès de temps à une température convenable un même poids d'amidon hydraté : d'un côté, par de la salive ; de l'autre, par du ferment diastasique des Céphalopodes ; ces ferments étant dans les deux cas en excès. Si dans les deux cas on a communiqué à chacune des quantités d'amidon en expérience le même pouvoir réducteur, c'est que les deux actions sont identiques.

Ce raisonnement suppose : 1° qu'en prolongeant l'expérience au-delà d'une certaine durée, on n'accroît pas le pouvoir réducteur ; 2° que les proportions du ferment n'ont pas d'influence sur la valeur finale de ce pouvoir réducteur ; 3° que la température elle-même, pourvu qu'elle soit inférieure à celle à laquelle la diastase commence à se détruire et supérieure à 10 à 15 degrés, n'a pas d'importance.

Ces proportions ne sont vraies que dans une certaine mesure. Ainsi, on a vu plus haut que, d'après Musculus et de Mering, le pouvoir réducteur d'un empois traité par la salive est de 52 lorsque l'action de la salive est terminée.

De Mering a repris plus tard la question¹ avec la diastase. Il a remarqué qu'on obtient en moyenne un pouvoir réducteur de 50 en soixante ou soixante et dix heures. Ce pouvoir s'accroît ensuite avec une extrême lenteur; au bout de soixante et dix jours il était arrivé à 65.

Il faut donc dans des recherches comparées ne pas dépasser la durée de deux à trois jours.

Relativement à la température, nous avons les données de Kjeldahl². D'après cet auteur, lorsque la digestion est suffisamment longue, il semble qu'à toutes les températures inférieures à 63 degrés on peut obtenir la même quantité de sucre qu'à cette limite, et que l'action de la diastase est la même à toutes ces températures en tant que la production du sucre peut, à chacune d'elles, atteindre les mêmes proportions, la différence ne portant que sur la rapidité plus ou moins grande avec laquelle ce résultat est obtenu.

Le même auteur a étudié l'action de proportions variables de ferment³ et il ressort de ses recherches qu'un excès de diastase ne peut pas donner lieu à une grande augmentation de sucre; mais son action se manifeste dans la marche plus rapide de la réaction.

J'ai moi-même examiné ces différents points avant d'effectuer la comparaison dont j'ai parlé. J'ai expérimenté sur la salive. Dans une première série d'expériences j'ai fait réagir une même quantité de salive sur des volumes d'empois croissants. La quantité de salive était de 1 centimètre cube. Le contact de la salive et de l'empois avait lieu à la température du laboratoire (18 degrés). Après vingt-quatre heures on faisait avec chaque essai un volume de 10 centimètres cubes et l'on examinait ce qu'il fallait de cette solution pour réduire exactement 5 centimètres cubes de liqueur de Fehling à 10 centimètres cubes = 5 centigrammes de glucose.

¹ *Ueber den Einfluss diastatischer Fermente auf Stärke, Dextrin und Maltose* (Zeitschrift f. phys. Chemie, t. V, p. 1881).

² *Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet. Andet Hefte*. Résumé français, p. 125.

³ *Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet. Andet Hefte*. Résumé français, p. 127 et 128.

Dans le tableau qui suit, la première colonne renferme les numéros d'expériences; la deuxième, le volume d'empois ajouté à 1 centimètre cube de salive; la troisième, le nombre de centimètres cubes de solution saccharifiée nécessaire à la réduction des 5 centimètres de liqueur cupro-potassique, et enfin la quatrième, le nombre de dixièmes de centimètre cube qu'il eût fallu, s'il y avait eu dans chaque essai 60 centimètres cubes d'empois saccharifié comme l'était l'empois de cet essai :

A.....	10	37.4	62.3
B.....	20	18.9	63.0
C.....	30	13.0	65.0
D.....	40	18.0	66.6
E.....	50	8.0	66.6
F.....	60	6.7	67.0

On voit par l'examen de la dernière colonne qu'à la vérité le processus de saccharification examiné au bout de vingt-quatre heures est de moins en moins avancé au fur et à mesure que le volume d'empois augmente, mais que la différence observée est insignifiante.

Dans une autre série d'expériences qu'il est inutile de rapporter ici, au lieu de faire varier le volume d'empois, je faisais varier le volume de salive et j'ai observé les mêmes résultats. Ces faits démontrent donc que, comme le pensait Kjeldahl, la quantité de ferment n'a qu'une importance relativement faible au point de vue de la proportion de sucre formé. On doit arriver avec des proportions variables d'un même ferment, à condition d'attendre un temps suffisant et à condition encore que la différence entre ces proportions ne soit pas trop considérable, à des résultats aussi rapprochés que possible, quant aux chiffres qui expriment l'état de la saccharification d'une même quantité d'empois. Ces faits font également prévoir que, pour les conditions dans lesquelles ont été effectués les essais ci-dessus, le processus de saccharification fermentaire doit être terminé au bout de vingt-quatre heures.

Ce dernier point se trouve en effet établi par des recherches dans lesquelles, les quantités d'empois et de salive étant constantes, je fai-

sais varier seulement la durée du contact. Volume d'empois employé, 20 centimètres cubes; volume de salive, 2 centimètres cubes; température, 18 degrés. A la fin de l'expérience on fait 100 centimètres cubes avec chaque mélange.

Expériences.	Durée.	Liquueur sucrée nécessaire à la décoloration de 5 cent. cubes de la liqueur cuivrique.
1.....	18 h.	168
2.....	24	167
3.....	48	173
4.....	72	176

La quantité de sucre formé irait, d'après ce tableau, un peu en diminuant. Mais j'attribue ce fait à un commencement de fermentation lactique qui n'a pas d'intérêt ici.

En résumé, on peut donc admettre comme vraies, pour les conditions des recherches qui précèdent, les propositions dont j'ai parlé. Il en résulte qu'il y a un point fixe ou plutôt une sorte de point d'arrêt dans la saccharification de l'amidon par la salive ou la diastase de l'orge germé, auquel on arrive rapidement avec une quantité suffisante de ferment, après quoi la saccharification se continue avec une extrême lenteur.

La question de la comparaison du ferment diastasique des animaux supérieurs avec celui des Céphalopodes se résume donc à voir si, avec ces deux ferments, on arrive à ce même point d'arrêt. Si oui, c'est que tous ces ferments sont identiques.

Ce point d'arrêt sera d'ailleurs apprécié par l'examen du pouvoir réducteur communiqué à l'empois d'amidon dans les deux cas. Mais le calcul du pouvoir réducteur, tel que l'entendent Musculus et de Mering, eût nécessité la recherche dans chaque essai de la quantité de matières fixes existant dans le liquide saccharifié, quantité que différents chimistes ont appréciée en prenant la densité du liquide ou en évaporant celui-ci à sec.

J'ai préféré comparer l'action réductrice du liquide de saccharification à celle que possède ce même liquide, lorsqu'il a été soumis à

une ébullition suffisamment prolongée avec de l'acide sulfurique étendu, c'est-à-dire, lorsqu'il a été transformé totalement en glucose ¹.

Du reste, le pouvoir réducteur, ainsi entendu, diffère à peine du pouvoir réducteur de Musculus et de Mering. Voyons, en effet, ce que devient le pouvoir réducteur du maltose ainsi compris.

D'après Soxhlet, un équivalent de glucose (180) réduit en chiffre rond 10 équivalents d'oxyde de cuivre; 1 équivalent de maltose anhydre (171) n'en réduit que 6,3 : 171 de glucose réduisent donc 9 éq. 5 d'oxyde de cuivre. Si l'on désigne par 100 le pouvoir réducteur du glucose et par x celui du maltose, on a :

$$\frac{100}{x} = \frac{9,5}{6,3}, \quad \text{d'où } x = 66.$$

Mais si l'on compare l'action réductrice de 171 de maltose à l'action réductrice que possédera ce maltose transformé en glucose $C^{12}H^{10}O^{10} + H^2O^2 = C^{12}H^{12}O^{12}$, c'est-à-dire 180 de glucose, on voit que la proportion devient :

$$\frac{100}{x} = \frac{10}{6,3}, \quad \text{d'où } x = 63.$$

Ces deux valeurs de x sont également fixes, et il n'y a pas d'inconvénient à prendre l'une plutôt que l'autre comme point de comparaison. La deuxième me paraissant plus facile à établir rigoureusement avec de petites quantités de matière, je l'ai préférée.

¹ Cette deuxième action réductrice est fixe, puisqu'il s'agit en définitive, dans tous les cas pour lesquels on fait la comparaison, d'une même quantité d'amidon qu'on a transformée totalement en glucose. On a bien prétendu qu'on ne pouvait arriver par le traitement avec l'acide sulfurique étendu à une transformation complète. Mais des recherches indépendantes m'ont prouvé le contraire. C'est ainsi qu'ayant calculé la proportion théorique de glucose que pouvait fournir une fécule, calcul fait sur cette fécule préalablement desséchée à 110 degrés, j'ai trouvé 96.35 de glucose pour 100 de la fécule non desséchée, et cette même fécule m'a donné par ébullition avec de l'acide sulfurique étendu 96.38 de glucose pour 100. On peut considérer ces chiffres comme identiques. Mais pour obtenir un tel résultat, il faut un temps assez long, et une assez forte proportion d'acide. J'y suis arrivé en maintenant à l'ébullition pendant deux heures et demie 40 centigrammes de fécule délayés dans 200 centimètres cubes d'eau renfermant 4 grammes d'acide sulfurique monohydraté.

Voici les détails d'un de mes essais qui aideront à faire mieux saisir la question.

On met dans un tube à essai 20 centimètres cubes d'empois récemment préparé et agité préalablement au prélèvement. On ajoute 2 centimètres cubes de salive filtrée. On mélange et l'on abandonne pendant vingt-quatre heures à la température de 20 degrés. On en fait alors 100 centimètres cubes en ajoutant de l'eau distillée ; puis on verse ce liquide, au moyen d'une burette graduée, dans un ballon renfermant 10 centimètres cubes de liqueur cupro-potassique, maintenue à l'ébullition jusqu'au moment où se produit la décoloration. Il faut 34 centimètres cubes de solution.

Sur la liqueur sucrée restante, on prélève 60 centimètres cubes, et l'on achève la transformation en glucose, en faisant bouillir ce liquide, additionné de 4 centimètres cubes d'acide sulfurique au tiers, pendant une heure environ. On ramène à 60 centimètres cubes. Cette fois, il ne faut plus que 180 divisions pour décolorer les 10 centimètres cubes de liqueur. Représentons par 100 le pouvoir réducteur de cette dernière solution. Les pouvoirs réducteurs des deux solutions sont évidemment en raison inverse de la quantité de ces solutions qu'il faut ajouter, pour amener la décoloration d'un même volume de liqueur bleue, en sorte que, si l'on appelle x le pouvoir réducteur de la solution avant le traitement par l'acide sulfurique, on aura :

$$\frac{x}{100} = \frac{180}{342}, \text{ d'où } x = 52.6.$$

Si les diastases soumises à l'examen sont identiques, ces chiffres 100 et 52.6 ne doivent pas varier avec le même amidon. C'est cette identité qui a été constatée, comme cela ressort du tableau ci-dessous, représentant un certain nombre d'essais avec la salive et le ferment diastasiques des Céphalopodes.

L'empois qui m'a servi est celui dont j'ai décrit précédemment la préparation. On a toujours expérimenté sur 20 centimètres cubes de cet empois dont on faisait 100 centimètres cubes, l'action de la dias-

tase étant supposée terminée. Pour les ferments, on s'est servi des produits obtenus par l'intermédiaire de l'alcool. La durée du contact a toujours dépassé vingt-quatre heures et l'analyse a toujours porté sur 10 centimètres cubes de liqueur bleue.

Dans la première colonne se trouvent les désignations du ferment ; dans la deuxième, le volume en centimètres cubes de liquide saccharifié par le ferment seul, qu'il a fallu ajouter à 10 centimètres cubes de liqueur bleue pour les décolorer ; la troisième, le volume en centimètres cubes du liquide sucré, dont la saccharification a été terminée par l'acide sulfurique étendu, qui a dû être ajouté à 10 centimètres cubes de liqueur bleue ; enfin dans la quatrième le pouvoir réducteur calculé, comme je l'ai dit précédemment.

Ferments.	Saccharific. par le ferment.		Pouvoir réducteur.
	Solut. suc. nécessaire à la décoloration de 10 centimètres cubes de liqueur bleue.	Saccharif. par So^{d} . Solut. sucrée, etc.	
Foie de poulpe (10 c.).	34.6	180	52.0
Foie de seiche (10 c.).	34.2	180	52.6
Salive (4 cent. c.).	34.2	180	52.6
Salive (6 cent. c.).	33.9	180	52.7

Dans une deuxième série d'expériences, avec un deuxième empois préparé cependant de la même manière, les chiffres de la deuxième colonne se sont rapprochés de 37. Dans une troisième, ces mêmes chiffres ont été de 35.0. Les chiffres de la troisième ont toujours été de 180 et 184, de telle sorte que les pouvoirs réducteurs étaient de 48 dans le premier cas et 52 dans le deuxième.

Ce sont là des variations pour lesquelles il me manque encore une explication. Cependant, comme ces variations se sont produites en même temps pour tous les ferments, il est certain que la diastase des Céphalopodes agit sur l'amidon, comme celle de la salive des animaux supérieurs.

III. *Dextrine*. — Je laisse de côté la question de savoir si la diastase peut saccharifier la dextrine pure ou les différentes dextrines pures, question qui est encore controversée. Ce qui n'est pas contesté, c'est

qu'elle agit sur la dextrine du commerce, qui n'est, comme on sait, qu'un mélange de dextrines et d'amidon soluble.

On pouvait donc comparer l'action des ferments diastases sur ce produit, et cela avec d'autant plus de rigueur qu'il présente sur l'amidon hydraté l'avantage d'être soluble, en sorte qu'on est toujours certain en prélevant des volumes égaux de solution d'avoir des poids égaux de dextrine.

On prend 250 à 300 grammes de dextrine du commerce qu'on dissout dans 600 à 700 grammes d'eau distillée ; on filtre. La solution est précipitée par de l'alcool à 90 degrés. Cette précipitation fournit de la dextrine en consistance gluante. On la redissout dans l'eau, et l'on précipite une deuxième fois par l'alcool à 80 degrés. On répète la même opération une troisième fois en se servant d'alcool faible. Dans ces conditions, la dextrine se précipite sous forme de flocons isolés. On laisse déposer et on lave par décantation avec de l'alcool faible d'abord, puis avec de l'alcool à 80 degrés, enfin par de l'alcool absolu. Ce dernier traitement fournit un produit grenu et d'aspect cristallin.

En essayant cette dextrine à la liqueur cupro-potassique, on trouve qu'elle réduit encore faiblement. Son pouvoir réducteur calculé dans les mêmes conditions que plus haut est de 3.

La diastase agit sur elle, mais dans des proportions moindres que sur l'empois d'amidon. Cela est, du reste, en accord avec ce que l'on sait de la présence de dextrines dans le produit de l'action de la diastase sur l'amidon.

On a donc fait une solution de cette dextrine dont on a pris des volumes égaux : 20 centimètres cubes qu'on a additionnés de salive ou d'extrait de foie de poulpe ou de seiche. Ces mélanges ont été maintenus à la température de 18 degrés pendant dix-huit heures, puis à celle de 35 degrés pendant trois heures.

Voici un tableau fait de la même manière que celui qu'on a vu précédemment. Les chiffres de la deuxième et de la troisième colonne se rapportent également à 10 centimètres cubes de liqueur bleue.

Ferments.	Saccharification par diastase.	Saccharification par SO ⁴ .	Pouvoir réducteur.
	Vol. de sol. sucrée.	Vol. de sol. sucrée.	
Foie de poulpe (20 cent.).....	46.0	18.5	40
Foie de sèche (10 c. à la glyc.)..	45.6	18.5	40
Salive (5 cent. c.).....	45.8	18.5	40
Salive (2 cent. c.).....	45.8	18.5	40

Ainsi donc, avec la dextrine comme avec l'empois d'amidon, ces diastases donnent lieu aux mêmes dédoublements, puisque finalement on aboutit aux mêmes pouvoirs réducteurs.

IV. *Inuline*. — L'inuline est un hydrate de carbone analogue à l'amidon, que l'acide sulfurique étendu bouillant transforme en lévulose. La diastase du malt n'agit pas sur elle, et cependant l'inuline est digérée. Il était donc intéressant de voir ce que deviendrait ce corps, en présence des sucs digestifs des Céphalopodes.

L'inuline a par elle-même une action réductrice sur l'oxyde de cuivre, mais ne subit pas la fermentation. On pouvait donc avoir recours à cette dernière opération pour rechercher si elle est transformée. J'ai, cependant, préféré la méthode à la liqueur cupro-potassique.

J'ai fait avec de l'eau bouillante une solution d'inuline de topinambour renfermant 2 grammes pour 100. J'ai déterminé son pouvoir réducteur que j'ai trouvé égal à 5. Puis j'ai mis dans différents tubes à essai 10 centimètres cubes de la solution d'inuline, et des solutions représentant les sucs digestifs des différents animaux en expérience. Le pouvoir réducteur n'a augmenté dans aucun cas.

Le pouvoir réducteur n'augmente pas non plus, lorsqu'on ajoute de la salive à l'inuline, ce qui démontre que la diastase des animaux supérieurs et celle des Céphalopodes se conduisent de même en présence de ce corps.

V. *Salicine*. — Ce qui m'a engagé à essayer l'action de la diastase des Céphalopodes sur la salicine, c'est l'opinion généralement ré-

¹ STAEDELER, *Kleinere Mittheilungen über die Wirkung des menschlichen Speichels auf Glucoside* (Journ. für pract. Chemie, 1857, t. LXXII, p. 250).

pandue depuis Stædeler¹, que la diastase salivaire des animaux supérieurs dédouble ce corps. Il n'en est rien, comme on le verra plus loin.

On a fait une solution de salicine au centième et l'on a mis 10 centimètres cubes de cette solution dans différents tubes à essai. On a ajouté dans l'un 10 centigrammes de ferment extrait du foie de poulpe, dans un autre, 10 centigrammes de ferment provenant du foie de la seiche, et dans un troisième quelques centigrammes de ferment extrait du pancréas de la seiche. Dans un quatrième, on a mis 5 centigrammes d'émulsine, afin de pouvoir bien distinguer l'action si nette d'un ferment de celle qui se produit parfois spontanément.

Après vingt-quatre heures d'attente, l'examen des tubes a montré que dans les trois premiers la salicine était intacte. Pas de réduction avec la liqueur cupro-potassique. Au contraire, dans le quatrième tube, le dédoublement de la salicine était complet.

Les mêmes essais, répétés à une température comprise entre 35 et 40 degrés, n'ont pas déterminé non plus de dédoublement. Il y avait dès lors intérêt à reprendre les expériences de Stædeler, d'après lesquelles la diastase salivaire aurait la propriété de dédoubler la salicine. Il eût été curieux, en effet, que, la diastase de la salive jouissant de cette propriété, la diastase des Céphalopodes en fût dépourvue. En conséquence, on a mis dans un tube à essai 10 centigrammes de ce corps et 10 centimètres cubes d'eau. On a ajouté 2 centimètres cubes de salive. Après vingt-quatre heures aucun dédoublement ne s'était produit.

On a fait un essai analogue en maintenant d'abord le liquide pendant trois heures à 40 degrés et l'abandonnant ensuite à la température ordinaire (17 degrés) pendant vingt-quatre heures. On n'a pas davantage constaté de formation de sucre.

Peut-être certaines salives, comme le suppose Duclaux, renferment-elles un ferment analogue ou identique à l'émulsine¹ sécrété par des infiniment petits qui la peuplent souvent.

¹ *Microbiologie*, p. 793.

Mais ce serait là un autre ferment que la diastase et qui doit en être distingué. D'ailleurs la salive dont je me suis servi saccharifiait rapidement l'empois d'amidon : elle renfermait donc de la diastase, et comme cette salive n'a pas agi sur la salicine, il s'ensuit rigoureusement que cette diastase n'a pas d'action sur le glucoside.

VI. *Saccharose*. — Relativement à l'action des diastases de la salive et du pancréas des animaux supérieurs sur le sucre de canne, on trouve également dans la littérature scientifique des données contradictoires. Pour certains physiologistes, ces diastases ne dédoublent pas le sucre de canne, pour d'autres au contraire, elles en déterminent rapidement le dédoublement.

L'une des causes de cette contradiction pouvait provenir de ce que ces derniers ont expérimenté sans se préoccuper de la pureté du sucre employé. Le saccharose chimiquement pur n'existe pas dans le commerce et, pour en avoir, il faut le préparer soi-même, ce qui est particulièrement difficile.

Il est inutile de songer à purifier le sucre en pain du commerce : du sucre pulvérisé, lavé un grand nombre de fois à l'alcool à 90 degrés et en dernier lieu avec l'alcool absolu, réduit encore notablement la liqueur cupro-potassique.

J'ai néanmoins pensé qu'il était nécessaire, dans mes recherches, de me mettre à l'abri de cette cause d'erreur et pour me procurer du saccharose pur j'ai suivi le procédé suivant, qui m'a été conseillé par M. le professeur Jungfleisch.

On commence par laver avec de l'alcool du sucre en petits cristaux, tel qu'on l'obtient aujourd'hui directement dans les sucreries. On l'essore ensuite à la turbine, ou par une aspiration énergique à la trompe. Dans cette première opération, on enlève la plus grande partie du glucose, qui souille le sucre. On en met un excès dans un ballon avec de l'alcool à 60 degrés. On fait bouillir, et l'on maintient à l'ébullition jusqu'à sa saturation. On met alors la solution décantée

ou filtrée chaude dans un vase à large ouverture et on la porte sous une cloche à vide en compagnie de chaux caustique.

Peu à peu, l'eau de la solution est absorbée par la chaux; le titre de l'alcool s'élève et la sursaturation s'accroît. Au bout d'un ou deux jours, on refroidit le vase à une température voisine de zéro, on ajoute quelques cristaux de sucre, on agite et on détermine d'ordinaire la précipitation du sucre. Celui-ci est lavé à l'alcool à 90 degrés, puis à l'alcool absolu. On peut alors le regarder comme pur, bien qu'il produise encore une légère réduction lorsqu'on en fait une solution concentrée, et qu'on en ajoute une grande quantité à la liqueur cupro-potassique que l'on maintient quelques minutes à l'ébullition.

On a fait avec ce sucre, et à froid, une solution au cinquantième. On a disposé trois tubes à essai, dans chacun desquels on a mis d'abord 10 centimètres cubes de solution sucrée. On a ajouté, dans l'un, du liquide provenant d'une macération des glandes salivaires d'une seiche en digestion; dans le deuxième, du suc hépatique, et dans le troisième, du liquide provenant des glandes pancréatiques. Après vingt-quatre heures, la température étant de 18 degrés, aucun des mélanges ne réduisait la liqueur cupro-potassique. Les sucs digestifs de la seiche ne produisent donc pas l'intervention. J'ai obtenu le même résultat négatif en ajoutant à une solution de sucre de canne le ferment extrait du foie du poulpe ou de la seiche par macération dans l'eau et précipitation avec l'alcool.

J'ai répété ces essais en portant les mélanges à l'étuve à une température de 33 à 40 degrés. Même après un séjour de douze heures à cette température, le saccharose n'est pas interverti. Il se fait bien avec la liqueur cupro-potassique une trace presque imperceptible d'oxydure, mais cette si faible réduction peut bien être considérée comme étrangère à l'action d'un sucre réducteur. En produisant d'ailleurs l'intervention du saccharose par le moyen du ferment inversif obtenu avec la levure de bière, il est facile de se convaincre

que cette interversion, nette, complète, n'a aucun rapport avec ce qui s'est passé dans mes essais.

Ce résultat négatif m'obligeait à reprendre l'examen de l'action de la salive sur le sucre de canne, comme j'avais repris l'examen de l'action de ce liquide sur la salicine. Si, en effet, la salive dédouble le sucre de canne comme le prétendent certains physiologistes, tout en ne renfermant pas d'invertine, il eût fallu admettre que la diastase salivaire exerce, outre une action saccharifiante sur l'amidon, une action inversive sur le sucre de canne, alors que le ferment diastasique des Céphalopodes n'a pas le pouvoir d'exercer cette action.

Je me suis servi, pour cette nouvelle recherche, du même sucre pur, préparé d'après la méthode indiquée ci-dessus. On a fait à froid une solution renfermant 2 grammes de sucre pour 100 centimètres cubes. On a mélangé :

1° Un centimètre cube de salive filtrée, 10 centimètres cubes de solution = 20 centigrammes de sucre ; 2° 2 centimètres cubes de salive filtrée, 10 centimètres cubes de solution = 20 centigrammes de sucre ; 3° 3 centimètres cubes de salive filtrée, 10 centimètres cubes de solution = 20 centigrammes de sucre. Après vingt-quatre heures de contact à la température ordinaire, ces trois mélanges ont été essayés à la liqueur cupro-potassique. Il ne s'est fait aucune réduction. Il n'y avait donc pas eu interversion.

Trois autres mélanges faits de la même manière ont été maintenus à la température de 40 degrés pendant trois heures, puis abandonnés à la température ordinaire pendant quarante-huit heures. Au bout de ce temps, on n'obtint qu'une réduction très faible, à peine perceptible, avec la totalité de chaque mélange. 10 centimètres cubes de solution sucrée, conservés dans les mêmes conditions, sans addition de salive, donnèrent d'ailleurs une réduction identique. Le résultat contraire auquel est parvenu M. Ch. Richet¹ pouvait tenir à ce que ce physiologiste s'est servi de sucre candi. Le sucre candi,

¹ Ch. RICHET, *Du suc gastrique chez l'homme et les animaux*, Thèse pour le doctorat, p. 116, note, 1878.

surtout quand il est en gros cristaux, renferme une proportion notable de glucose. Le sucre en grains lui-même, tel qu'on l'expédie des raffineries et qui est réputé comme le plus pur, est souvent souillé de proportions très appréciables de sucre réducteur. Un échantillon que j'ai eu entre les mains m'a donné, après lavage à l'alcool, une proportion d'environ 2 grammes de glucose par kilogramme. Il est donc indispensable avant de rechercher si la salive peut intervertir le sucre de canne, de purifier celui-ci, ou bien il faut faire des analyses comparatives avant et après l'essai.

Lorsque j'ai publié pour la première fois ce qui précède, M. Richet m'a fait quelques observations verbales qui m'ont donné à supposer que la différence de nos résultats pouvait tenir à une autre cause.

Ce physiologiste fait son expérience de la façon suivante. Il prend un morceau de sucre candi pur et le mâche pendant quelque temps, après quoi il constate que la salive sucrée réduit notablement la liqueur de Fehling.

On sait que lorsqu'on écrase du sucre dans un mortier en présence de l'eau, on détermine la formation d'une petite quantité de glucose. J'ai en conséquence répété son expérience en en changeant un peu le *modus operandi*. Ayant préparé une solution de saccharose pur à 2 pour 100, j'en ai pris une certaine quantité que je conservai dans la bouche pendant deux ou trois minutes. J'abandonnai ensuite le liquide pendant deux heures à la température du laboratoire, après quoi je l'essayai à la liqueur cupro-potassique. Le liquide ainsi traité renfermait alors moins de 1 centigramme de sucre réducteur pour 100 centimètres cubes.

J'ajouterai qu'en additionnant une portion de la solution sucrée d'une quantité très faible d'invertine de levure, le dédoublement était terminé dans le même espace de temps.

Néanmoins je pense, comme je l'ai dit plus haut pour la salicine, qu'il peut exister certaines salives douées du pouvoir d'intervertir le sucre de canne. Il y a un grand nombre de microphytes qui sécrètent de l'invertine, et parmi eux quelques-uns s'accommodent parfaitement

de la salive comme milieu nutritif. C'est l'invertine de ces microphytes qui est la cause déterminante de l'interversion du sucre de canne lorsque celle-ci est observée¹ et non la diastase de la salive².

Peut-être objectera-t-on que la salive dont je me suis servi ne renfermait pas de diastase. Aussi ai-je eu soin dans tous les cas de l'essayer en même temps sur de l'empois d'amidon. Comme la saccharification de l'empois s'est toujours faite avec rapidité, l'objection est réfutée par cela même.

En résumé, la diastase que j'ai rencontrée dans le foie et le pancréas des Céphalopodes se conduit comme la diastase de la salive des animaux supérieurs et comme la diastase de l'orge germée en présence du sucre de canne, c'est-à-dire que ces trois diastases sont impuissantes à l'intervertir³.

VII. *Glycogène*. — Les hydrates de carbone sur lesquels j'ai étudié jusqu'à présent l'action des sucs digestifs des Céphalopodes ne font jamais partie des aliments dont se nourrissent ces animaux, qui sont, comme on sait, exclusivement carnivores. Cette étude n'a

¹ Quelques auteurs attribuent également à la diastase de l'orge germée la propriété d'intervertir le sucre de canne. Graham (*Chimie de la panification*, traduit de l'anglais, 1882, p. 31) a même montré à ses auditeurs le dédoublement du sucre de canne par une macération du malt. Je ferai sur cette expérience une remarque analogue à celle que j'ai faite ci-dessus. Ce n'est pas la diastase qui produit cette interversion, c'est l'invertine sécrétée par certaines moisissures qui végètent sur l'orge pendant la germination. Il n'est pas nécessaire d'être profond observateur pour découvrir sur l'orge germée des fructifications de *Penicillium glaucum*, et cette moisissure sécrète précisément de l'invertine (DUCLAUX, *Microbiologie*, p. 196).

D'ailleurs, si au lieu d'employer la macération de malt, on sépare par plusieurs précipitations à l'alcool la diastase de cette macération, on pourra constater que le ferment ainsi obtenu n'a plus d'action sur le sucre de canne. Ou l'invertine est restée dans les eaux mères, ou plutôt elle a été détruite par le contact avec l'alcool. Cette destruction se fait en effet assez rapidement, comme l'a établi le docteur Mayer (*Enzymologie*, 1882. Voir la note que j'ai publiée sur ce sujet dans le *Journal de pharmacie et de chimie*, t. VIII, p. 67, 1883).

² Voir d'ailleurs à cet égard l'opinion de Duclaux, *Microbiologie*, p. 127.

³ A. BÉCHAMP a pu laisser en contact de la salive humaine filtrée et une solution de sucre de canne créosotée pendant six mois, sans qu'il se soit produit de glucose (*Les Mycrozynyas*, p. 358).

donc eu d'intérêt qu'au point de vue de la physiologie générale : elle nous a fourni simplement des faits nouveaux qui sont venus s'ajouter à ceux que l'on connaît déjà, et qui sont nombreux, tendant à établir que les agents principaux qui président à la digestion chez tous les êtres vivants ne diffèrent pas avec les individus.

Les Céphalopodes, comme tous les animaux carnivores d'ailleurs, ne se nourrissent pourtant pas exclusivement de matières protéiques ; ils trouvent dans la chair qui leur sert d'aliments une matière hydrocarbonée, une dextrine animale à laquelle Claude Bernard a donné le nom de *matière glycogène*, matière qu'on sait exister dans le foie et les muscles des animaux supérieurs. Le glycogène, sous l'action de la salive ou du suc pancréatique, est saccharifié et fournit, comme l'ont établi MM. Musculus et de Mering, du maltose, des dextrines et une petite proportion de glucose ¹.

Il y avait donc, en ce qui concerne la digestion et la nutrition des Céphalopodes, à rechercher :

1° Si les tissus des animaux marins qui constituent la nourriture habituelle des poulpes renferment de la matière glycogène, et, le cas échéant, dans quelle proportion ils renferment cette matière ;

2° Si la diastase de la sécrétion hépatique des poulpes agit sur ce glycogène ;

3° Si l'action de cette diastase est la même que l'action de la diastase salivaire des animaux supérieurs sur cette matière.

Parmi les animaux dont se nourrissent d'ordinaire les poulpes, j'ai choisi comme sujets de recherches à l'égard de ces trois points : un crabe, le *Portunus puber*, et un acéphale, le *Mytilus edulis*.

J'ai traité le foie du *Portunus* d'après le procédé de Claude Bernard pour l'extraction du glycogène. Aussitôt extrait de l'animal vivant, le foie est divisé en fragments qu'on laisse tomber au fur et à mesure dans l'eau bouillante. Après quelques minutes d'ébullition on enlève la matière, on l'écrase dans un mortier avec du noir ani-

¹ Ueber die Umwandlung von Stärke und Glycogen durch Diastase, Speichel, Pancreas-und Leberferment (Zeitschrift f. Physiol. Chemie, t. II, p. 403, 1872).

mal, on fait une nouvelle coction, et on jette la bouillie noirâtre sur un filtre. Le liquide filtré est versé dans de l'alcool à 90 degrés et le glycogène se précipite sous forme de flocons blancs.

On le recueille sur un filtre, on le redissout dans l'eau, on le traite à l'ébullition par de la potasse caustique qui détruit les matières albuminoïdes entraînées; après quoi on neutralise par l'acide acétique et on précipite à nouveau par l'alcool.

J'ai ainsi obtenu une quantité de matière glycogène très petite, suffisante pourtant pour essayer sur elle l'action de la sécrétion hépatique du poulpe et celle de la salive humaine.

Le procédé d'extraction du glycogène de Claude Bernard ne permet pas d'ailleurs de doser ce corps¹, qui, comme l'a établi Vitzou², se trouve dans le foie en quantité variable suivant que le moment de la recherche est éloigné ou rapproché de la mue.

Je n'ai donc fait qu'extraire du glycogène du foie de *Portunus puber* sans m'attacher à déterminer les proportions dans lesquelles il y est renfermé; on verra plus loin comment se comporte ce glycogène en présence de la sécrétion hépatique du poulpe.

Je me suis attaché au contraire à rechercher la quantité de glycogène qui se trouve contenue dans les moules. Pour cela j'ai eu recours à une méthode publiée récemment³, méthode que j'ai étudiée spécialement⁴ et qui permet d'extraire du glycogène pur et de le doser assez exactement dans n'importe quel tissu et en présence des autres hydrates de carbone.

Voici, en détail, ce procédé avec les changements que j'ai cru devoir y apporter après plusieurs tâtonnements, parce qu'ils m'ont semblé conduire à un meilleur résultat.

¹ ÉM. BOURQUELOT, *Sur le dosage du glycogène* (*Journal des connaissances médicales*, mars 1884).

² *Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés décapodes* (Thèse pour le doctorat, p. 104 et suiv.).

³ LANDWERR, *Zeitsch. f. phys. Chemie*, t. VIII, 1884, p. 165. *Eine Neue Methode zur Darstellung und quantitativen Bestimmung des Glycogens.*

⁴ ÉM. BOURQUELOT, *Sur le dosage du glycogène* (*Journal des connaissances médicales*, 1884, p. 92).

Le dosage a porté sur 5 litres de moules, renfermant environ 1 kilogramme de viande.

On fait chauffer, dans une capsule d'une contenance d'environ 2 litres, 1 litre d'eau distillée additionnée de 2 à 4 centimètres cubes de lessive de soude ordinaire. Dès que l'eau commence à bouillir, on enlève rapidement les mollusques de leur coquille et on les fait tomber au fur et à mesure dans l'eau bouillante. Le feu doit être réglé de telle sorte que l'ébullition se maintienne pendant toute la durée de cette première opération.

Dès qu'elle est terminée, on [décante le premier bouillon qu'on met à part. On porte les moules cuites dans un mortier et on les triture convenablement de manière à les réduire en bouillie; on reporte cette bouillie dans la capsule, on ajoute 1 litre d'eau alcalinisée et on fait une nouvelle décoction d'un quart d'heure à vingt minutes. On laisse déposer, on décante et on met ce deuxième bouillon avec le premier. On passe encore de l'eau distillée bouillante sur le résidu de manière à l'épuiser de toutes ses matières solubles, et on réunit cette troisième eau avec les autres.

L'addition d'une petite quantité de lessive de soude a pour but d'aider à la destruction des tissus, ce qui permet à l'eau chaude de dissoudre plus facilement le glycogène. Employée dans cette proportion de 2 à 4 centimètres cubes par litre, elle n'a pas d'ailleurs d'action sur le produit. Une trituration soignée favorise également la dissolution du glycogène.

Les bouillons rassemblés renferment tout le glycogène contenu dans les moules; mais ils renferment, en outre, différentes matières albuminoïdes qu'il faut maintenant écarter. Pour y parvenir, on mettra à contribution la propriété qu'a l'acétate de zinc de les précipiter dans une solution aqueuse bouillante.

On porte la solution de glycogène dans une capsule, on neutralise l'excès d'alcali avec de l'acide acétique étendu, puis on chauffe jusqu'à l'ébullition. On ajoute de l'acétate de zinc par petites pincées jusqu'à ce que celui-ci n'engendre plus de précipité. Il en faut

de 8 à 10 grammes. On maintient l'ébullition un quart d'heure, on laisse déposer et enfin on jette sur un filtre plissé.

On a ainsi une solution de glycogène débarrassée de la majeure partie des albuminoïdes qu'elle renfermait. Si on traitait immédiatement par l'alcool, on précipiterait non seulement le glycogène, mais encore quelques matières albuminoïdes et peut-être d'autres hydrates de carbone comme la dextrine, qui se précipitent dans les mêmes conditions.

Pour le précipiter à l'état de pureté, on s'appuie sur ce que le glycogène forme avec le peroxyde de fer une combinaison insoluble qu'on peut laver même à l'eau bouillante sans la décomposer sensiblement.

Le liquide filtré est donc chauffé au bain-marie, puis additionné d'une quantité suffisante de perchlorure de fer. Cette quantité, qui, comme on le comprend facilement, varie avec la proportion de glycogène en solution, doit être dans la recherche actuelle d'environ 35 à 40 centimètres cubes (perchlorure de fer officinal). On ajoute alors de la lessive de soude jusqu'à précipitation totale du fer.

Le précipité ainsi obtenu est la combinaison de glycogène et de peroxyde de fer. Il est lavé par décantation d'abord sur le filtre, ensuite avec de l'eau distillée froide, jusqu'à ce que le liquide filtrant ne précipite plus par le nitrate d'argent.

On met alors le précipité dans une capsule placée sur un bain-marie, maintenu à 80 degrés; on ajoute une petite quantité d'eau, puis 40 grammes d'acide tartrique pulvérisé. On agite jusqu'à dissolution complète et on jette sur un filtre.

Le liquide rouge brun qu'on obtient ainsi est refroidi convenablement, puis additionné rapidement d'acide chlorhydrique concentré jusqu'à ce que la couleur soit devenue jaune, de brun foncé qu'elle était.

On verse alors la solution dans de l'alcool à 90 degrés. Le glycogène se précipite en flocons blancs. On laisse reposer, on lave plusieurs fois à l'alcool par décantation; on jette sur un filtre sans pli

et on lave en dernier lieu avec de l'alcool absolu additionné d'un peu d'éther.

La dessiccation du précipité doit être commencée dans le vide, continuée à l'étuve à 60 degrés, enfin achevée dans l'étuve à 120 degrés. On a alors un produit blanc, qui se pulvérise facilement et qui est anhydre.

J'ai ainsi obtenu dans un cas 4%,50 de glycogène, et dans un autre 8%,35 par kilogramme de chair fraîche de moule.

Il est tout naturel que la proportion de glycogène varie avec les moules et même varie dans des limites assez étendues, surtout si on opère, comme c'était le cas, sur des animaux achetés au marché et pêchés depuis un temps plus ou moins long.

Un kilogramme de chair de moules, desséché à 100 degrés, se réduit à 200 grammes environ. Il pourrait donc y avoir de 4 à 5 grammes de glycogène pour 100 grammes de produit fixe. C'est là une proportion notable que j'aurais peut-être trouvée plus considérable encore si j'avais opéré sur des moules fraîches. Elle montre que cet hydrate de carbone tient une certaine place dans l'alimentation des poulpes.

Bizio, de Venise¹, a dosé le glycogène chez deux autres lamellibranches, le *Cardium edule* et l'*Ostrea edulis*, qui sont également la proie ordinaire des poulpes. Il a trouvé, pour le *Cardium*, 14 pour 100 de glycogène sur la masse totale du corps desséchée à la température de 100 degrés, et, pour l'*Ostrea*, 9.5 pour 100.

En raison de la méthode qu'a suivie cet expérimentateur, ces résultats doivent être suspectés. Bizio purifie, en effet, le glycogène précipité de sa solution par l'alcool, en le dissolvant dans l'acide acétique fort. Or une des propriétés du glycogène, d'après Claude Bernard, est de précipiter par l'acide acétique².

¹ BIZIO, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1866, t. LXII, p. 675, et 1867, t. LXV, p. 175. — *Sur l'existence du glycogène dans les animaux invertébrés*.

² *Leçons sur le diabète*, p. 303 et 324.

Krukenberg a déjà fait remarquer¹ cette inconséquence du travail de Bizio; il suppose même que ce chimiste n'a dû séparer, par sa méthode, qu'une matière albuminoïde. Cependant, je dois dire que Bizio prétend avoir fait l'analyse de son produit, et avoir trouvé pour sa formule $C^{12}H^{10}O^{10}$.

Quoi qu'il en soit, j'ai recherché si la diastase du foie des Céphalopodes peut saccharifier le glycogène de la moule, et j'ai opéré de la façon suivante :

25 centigrammes de glycogène desséché à 100 degrés ont été dissous dans 10 centimètres cubes d'eau. On a ajouté à la solution 10 centigrammes du ferment obtenu par précipitation par l'alcool d'une macération aqueuse de foie de poulpe en digestion et on a porté le mélange à 35 degrés. Dès les premiers moments de l'expérience, l'opalescence de la solution de glycogène a disparu. Après dix-huit heures, on a étendu le liquide à 100 centimètres cubes et l'on a essayé son action réductrice sur la liqueur cupro-potassique.

Pour décolorer complètement 5 centimètres cubes de ce liquide, il a fallu 200 dixièmes de centimètre cube de solution glycogénique. Comme le glycogène n'a par lui-même aucun pouvoir réducteur, il suit de là qu'il a été saccharifié par le ferment.

La partie de la solution de glycogène non utilisée dans cette première opération a alors été additionnée de 45,5 d'acide sulfurique, et portée à l'ébullition. Après ébullition d'une heure, on a laissé refroidir et ramené au volume primitif : 112 dixièmes de centimètre cube de cette solution ont suffi, cette fois, pour réduire 5 centimètres cubes de liquide cupro-potassique. La solution restante a été de nouveau soumise à l'ébullition pendant une heure, puis refroidie et ramenée, comme dans l'expérience précédente, au volume qu'elle avait avant cette dernière ébullition. Il ne fallait plus que 102 divisions de la liqueur sucrée. Une troisième ébullition n'a pas amené

¹ *Unters. aus d. Physiol. Instil. d. Un. Heidelberg*, t. III, p. 202.

de nouvelle diminution dans ce dernier chiffre. L'action hydratante de l'acide sulfurique était donc terminée.

En exprimant en glucose le sucre qui s'est formé dans la solution on voit (10 centimètres cubes de liqueur cupro-potassique correspondant à 0^g,5 de glucose) qu'elle renfermait 0^g,245 de glucose pour 100. Cette proportion étant fournie par 0^g,25 de glycogène desséché à 100 degrés, il est à présumer que la transformation de cet hydrate de carbone en sucre était complète.

Si maintenant on établit le pouvoir réducteur de la solution de glycogène ayant subi l'action du ferment, par rapport à l'action réductrice de la solution alors que le glycogène est complètement transformé en glucose, cette dernière étant représentée par 100, on voit que ce pouvoir est de 51.

J'ai répété cette expérience sur un autre échantillon de glycogène, purifié par plusieurs dissolutions dans l'eau et précipitation par l'alcool, puis finalement desséché à 120 degrés, par conséquent anhydre. L'expérience a été conduite comme ci-dessus, et m'a donné, comme pouvoir réducteur de l'hydrate de carbone saccharifié par la diastase hépatique, 49.

J'ai établi également, pour continuer mon étude comparative de la diastase des Céphalopodes avec la diastase salivaire, le pouvoir réducteur que communique la salive à ce même glycogène de la moule, et j'ai trouvé des chiffres compris entre 48 et 53.

J'ai répété ces recherches sur le glycogène du *Portunus puber*, et j'ai trouvé, dans la seule expérience que j'ai faite, expérience relative à l'action du ferment diastasique du poulpe, 46.

Musculus et de Mering, dans leur travail déjà cité, ont trouvé avec du glycogène d'animaux supérieurs, traité par la salive d'une part, et par la diastase de l'orge germée d'autre part, 46 dans le premier cas et 36,5 dans le deuxième. D'après la remarque que j'ai déjà faite ¹, les chiffres qui expriment dans mes expériences le pouvoir

¹ Voir page 42.

réducteur devant être un peu supérieurs à ceux de ces observateurs en raison même de la base que j'ai choisie, on voit qu'il y a en réalité entre tous ces chiffres une concordance assez grande pour qu'on puisse regarder les actions fermentaires comme identiques dans tous les cas, et par conséquent les divers ferments (salive, diastase de l'orge, diastase hépatique du poulpe) comme agissant de la même façon à l'égard du glycogène.

Il y a cependant un écart considérable entre les deux chiffres relatés par Musculus et de Mering : 46 et 36. Cet écart peut être dans l'ordre des choses; mais il peut également provenir de causes étrangères à l'action des ferments. Si le glycogène employé par ces observateurs renfermait dans le deuxième cas plus d'impuretés que dans le premier, le pouvoir réducteur devait évidemment atteindre un chiffre moins élevé, étant donnée la base adoptée par eux pour établir ce pouvoir réducteur.

En second lieu, s'il s'est développé une fermentation acide dans le deuxième cas, l'action fermentaire a pu être arrêtée plus tôt et l'action réductrice n'a pu atteindre son maximum¹.

Ces deux influences possibles ne paraissent pas avoir frappé MM. Musculus et de Mering, qui supposent, pour expliquer l'écart par eux observé, que la diastase du malt agit sur le glycogène moins énergiquement que la salive.

APPENDICE RELATIF AU SACCHAROSE ET AU MALTOSE.

Les recherches qui précèdent ont porté seulement sur les propriétés des sécrétions produites par les glandes proprement dites. Mais chez les animaux supérieurs, ainsi que chez le petit nombre d'animaux invertébrés étudiés à cet égard², ce ne sont pas ces sécrétions qui président à la digestion du saccharose, c'est la sécrétion

¹ Voir plus loin, page 89, et Em. BOURQUELOT (*Journal de pharmacie et de chimie*, t. X, 5^e série, 1884, p. 184).

² Par exemple : chez le *Ver à soie* d'après Balbiani, cité par C. Bernard (*Leçons sur les phénomènes de la vie*, t. II, p. 345).

intestinale. Je devais donc examiner si l'intestin des Céphalopodes ne possède pas cette propriété inversive du sucre de canne, dont ne jouissent aucunement ni le foie, ni le pancréas, ni les glandes salivaires.

Le 24 août 1882, un poulpe en pleine digestion est sacrifié. Le jabot renferme peu d'aliments, l'estomac est plein, l'intestin est lui-même assez rempli. Le suc hépatique, dont je recueille quelques gouttes par section des canaux hépatiques, présente une teinte très légèrement ambrée.

Pour examiner l'action des diverses parties du tube digestif, j'ai vidé et lavé grossièrement les organes suivants : jabot, estomac, cæcum spiral, intestin ; après quoi, chacun de ces organes a été mis dans un tube à essai en contact avec une solution de saccharose pure. Cette manière d'opérer est conforme aux données de Cl. Bernard, qui a établi ¹ qu'une macération d'intestin grêle possède toutes les propriétés du suc intestinal.

Même après dix-huit heures, aucune des solutions ne réduisait la liqueur cupro-potassique. Le saccharose n'avait donc pas été interverti.

J'ai répété ces expériences en remplissant d'une solution de sucre de canne le tube digestif préalablement lavé d'un poulpe en digestion : le sucre était encore intact au bout de douze heures.

Enfin, j'ai fait les mêmes essais sur des seiches en digestion, et j'ai obtenu les mêmes résultats.

Il me paraît donc que le sucre de canne n'est interverti par aucun des liquides sécrétés dans le tube digestif des Céphalopodes.

Le sucre de canne ne se rencontre pas d'ailleurs dans les aliments des Céphalopodes ; mais il n'en est pas de même d'un autre sucre étudié récemment, et sur lequel j'ai appelé moi-même l'attention au point de vue physiologique : le maltose². Ce sucre appartient à

¹ *Leçons sur le diabète*, p. 257.

² ÉM. BOURQUELOT, *Recherches relatives à la digestion chez les Mollusques cépha-*

la même famille chimique que le sucre de canne ; il a la même formule, et comme lui il est dédoublé en deux molécules de sucre de la famille des glucoses, sous l'influence des acides minéraux étendus bouillants :



C'est, d'autre part, le sucre alimentaire le plus important, car chez tous les animaux dont les sucres digestifs renferment de la diastase il y a formation de maltose : chez les carnivores par l'action de cette diastase sur le glycogène qui se trouve dans la viande, chez les herbivores par le dédoublement de l'amidon.

Les Céphalopodes n'échappent pas à la loi commune, puisque, comme je l'ai montré ci-dessus, ils trouvent une quantité notable de glycogène dans leurs aliments, et que leur diastase transforme ce glycogène en dextrine et en maltose.

Le fait de la formation du maltose dans la digestion des matières amylacées une fois établi, on s'est demandé si ce maltose peut passer immédiatement dans le sang et y être directement utilisé, ou s'il doit subir tout d'abord dans le tube digestif et par l'action d'un ferment un dédoublement analogue à celui que subit le saccharose dans l'intestin grêle.

H. Brown et John Héron ont annoncé l'existence dans le tube intestinal d'un ferment jouissant de la propriété de dédoubler le maltose en glucose¹. J'ai confirmé ce fait², en même temps que j'ai fait voir que le ferment qui agit sur le maltose est différent de l'invertine qui dédouble le sucre de canne³.

lopodes (Comptes rendus de l'Acad. des sciences, 4 décembre 1882). — Recherches sur les propriétés physiologiques du maltose (même recueil, 4 novembre 1883 et 3 décembre 1883). — Sur le non-dédoublément préalable du saccharose et du maltose dans leur fermentation lactique (Journ. de pharm. et de chimie, 5^e série, t. VIII, p. 420).

¹ *Ueber die hydrolitischen Wirkungen des Pankreas und des Dünndarms (Ann. Chem. Pharm., 204, p. 228-251).* Le résumé seul a été consulté dans *Jahresberichte* d'Hoffmann et Schwalbe, t. IX, p. 223.

² *Comptes rendus*, 3 novembre 1883.

³ *Sur les propriétés de l'invertine*, par Em. Bourquelot (*Journ. de pharm. et de chim.*, 5^e série, t. VII, p. 131).

J'avais donc à examiner si le maltose est dédoublé dans le tube intestinal des Céphalopodes.

A cet effet, j'ai disposé des expériences analogues à celles que je viens de décrire relativement au saccharose. Seulement la recherche analytique devait être différente. En effet, tandis que le saccharose ne réduit pas la liqueur cupro-potassique et que ses produits de dédoublement la réduisent, qu'il suffit par conséquent d'examiner après le contact si la solution est devenue réductrice pour savoir s'il y a eu dédoublement, le maltose réduit déjà par lui-même, mais dans des proportions moindres que ses produits de dédoublement. Il fallait donc établir le pouvoir réducteur de la solution de maltose : 1° avant, 2° après l'expérience. Une augmentation du pouvoir réducteur eût été une preuve de dédoublement.

J'ai mis en contact une solution de maltose titrée à 1 pour 100 avec l'estomac, le cæcum et l'intestin de poulpes et de seiches à tous les états de digestion. Après un contact de vingt-quatre heures à la température de 16 à 18 degrés, l'analyse de la solution a montré que le maltose n'avait pas été dédoublé.

J'ai également fait des essais avec une macération du foie et avec le sang d'un poulpe, sans obtenir autre chose qu'un résultat négatif.

Du reste, bien que, comme je l'ai dit plus haut, le maltose se dédouble dans l'intestin¹, il ne s'ensuit pas nécessairement que ce sucre doive être dédoublé pour être alibile. La levure de bière le fait fermenter, c'est-à-dire s'en nourrit, sans qu'on puisse établir qu'il a été dédoublé préalablement². Il en est de même du ferment lactique³. Avec d'autres cryptogames qui végètent sur la solution de maltose et le consomment (*Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*), on peut constater au contraire que la solution renferme bientôt du glucose provenant du dédoublement d'une partie du maltose (E. B.).

¹ Le dédoublement ne se fait plus lorsque le suc intestinal a été filtré au travers d'une terre poreuse. Em. BOURQUELOT, *Comptes rendus*, novembre 1883.

² Em. BOURQUELOT, *Comptes rendus*, 4 décembre 1882.

³ Em. BOURQUELOT, *Journ. de pharm. et chim.*, 5^e série, t. VIII, p. 420.

Enfin M. Dastre et moi avons montré récemment ¹ que, lorsqu'on injecte directement du maltose dans le sang, ce sucre est consommé par l'économie un peu moins facilement que le glucose.

Ce sont là des faits qu'il est prudent d'enregistrer simplement comme faits. Ils sont difficiles à concilier et encore trop peu nombreux pour qu'on puisse essayer d'en déduire une donnée générale.

V

ACTION DES LIQUIDES DIGESTIFS DES CÉPHALOPODES SUR LES MATIÈRES PROTÉIQUES ET LES MATIÈRES GRASSES.

Les recherches qui seront exposées dans les pages qui suivent m'ont fait voir que la sécrétion hépato-pancréatique seule, parmi les sécrétions digestives des Céphalopodes, peut digérer les matières protéiques. Mais on a avancé que la salive de ces animaux avait un rôle particulier dans cette digestion. Je dirai donc tout d'abord quelques mots des observations que j'ai faites sur les glandes salivaires, observations qui se sont trouvées en contradiction avec celles de M. Jousset de Bellesme sur le même sujet. L'étude de l'action digestive des glandes salivaires étant ainsi terminée, tout ce qui sera exposé ultérieurement se rapportera à la sécrétion du foie.

Le physiologiste que je viens de citer a examiné séparément l'action des glandes salivaires supérieures et celle des glandes salivaires inférieures du poulpe sur les muscles du crabe et sur les albuminoïdes ².

D'après lui, la sécrétion des premières de ces glandes est inerte à l'égard de ces matières alimentaires, et, comme elles n'ont pas le pouvoir de saccharifier l'amidon, il en conclut que cette sécrétion est destinée seulement à la mastication et à la déglutition. Les obser-

¹ *De l'assimilation du maltose*, par MM. A. Dastre et Em. Bourquelot (*Comptes rendus*, t. XCVIII, p. 1604).

² JOUSSET DE BELLESME, *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXVIII, 1879, p. 428.

vations que j'ai faites sur ces glandes m'ont conduit à la même conclusion.

Quant aux glandes salivaires inférieures, elles fourniraient, d'après le même physiologiste, un liquide doué d'une seule propriété digestive : celle d'effectuer la dissociation des faisceaux primitifs musculaires du crabe. « Le sarcolemme lui-même et les tendons *paraissent* se dissoudre : mais la fibre musculaire n'est jamais attaquée. »

En se reportant sur ce qui a été fait sur la digestion de la fibre musculaire, on trouve que le suc gastrique des animaux supérieurs¹ décompose le faisceau en disques superposés, tronçonne par conséquent la fibre en large, tandis que par le suc pancréatique² le faisceau est tout d'abord décomposé en fibrilles par suite de la dissolution de la substance interfibrillaire.

La propriété que M. Jousset attribue à la salive des glandes inférieures du poulpe serait donc jusqu'à un certain point comparable à la propriété du suc pancréatique des animaux supérieurs.

J'ai cru devoir reprendre cette expérience, d'autant plus que, d'après certains auteurs et dans certains cas, cette dissociation du faisceau primitif en fibrilles pourrait bien n'être qu'un phénomène spontané, peut-être de diffusion. Ainsi Plateau a remarqué³ que des muscles thoraciques de la mouche domestique, placés dans l'eau distillée, sont dissociés en fibrilles au bout de vingt-quatre heures.

Les glandes salivaires inférieures d'un poulpe en digestion ayant été découpées en petits morceaux et triturées avec un peu d'eau distillée, on jette le tout sur une toile. Le liquide filtré est légèrement acidé au tournesol. On en met 1 centimètre cube environ dans

¹ RANVIER, *Traité technique d'histologie*, p. 475. — DUCLAUX, *Sur la digestion gastrique* (*Répertoire de pharmacie*, 1882, t. X, p. 167).

² DUCLAUX, *Sur la digestion pancréatique* (*Répertoire de pharmacie*, 1882, t. X, p. 208).

³ PLATEAU, *Digestion des Aranéides dipneumones*, p. 108, et *Note sur les phénomènes de la digestion chez la blatte américaine*, p. 20.

un verre de montre, et on ajoute quelques petits fragments de muscle de la pince d'un *Carcinus Mænas*.

On met dans un deuxième verre de montre 1 centimètre cube d'eau distillée et quelques fragments des mêmes muscles. On met les deux verres de montre sous une cloche, afin qu'il n'y ait pas évaporation et dessiccation du liquide. Dix-huit heures après, on examine à la loupe, puis au microscope,

Les faisceaux se séparent dans les deux essais avec une grande facilité sous l'action d'une aiguille ; mais on ne voit pas les fibrilles du faisceau dissociées. Si l'on attend plus longtemps (quarante-huit heures), la désagrégation est beaucoup plus avancée ; mais il n'y a pas de différence apparente sous ce rapport entre les deux essais.

La même désagrégation se produit encore dans de l'eau distillée à 1 pour 1000 d'acide chlorhydrique. Dans l'eau de mer, elle est moins accentuée.

Il est vraisemblable que ce qui se passe là est dû à un commencement de putréfaction, et je ne pense pas qu'on se trouve en présence d'un phénomène digestif. La putréfaction ressemble d'ailleurs tout d'abord à la digestion pancréatique, pour cette excellente raison que les microbes qui en sont la cause secrètent une zymase analogue sinon identique à la zymase des albuminoïdes que renferme le suc pancréatique.

§ J'ai examiné par comparaison l'action de la pepsine et celle d'un extrait de pancréas de lapin sur les mêmes muscles ; cette action est rapide et fournit toujours en dernier lieu une sorte de liquide trouble, dans lequel il est impossible de retrouver aucun des éléments du muscle.

Je crois donc, avec Frédéricq et Krukenberg, que la salive des Céphalopodes n'exerce aucune action sur les matières protéiques.

J'ai fait avec cette salive un autre essai. J'ai ajouté le liquide obtenu par macération de deux glandes inférieures de poulpe dans l'eau à du lait frais. Ce lait s'est coagulé au bout d'une heure et

demie, tandis que le même lait non additionné de salive s'est coagulé seulement huit heures après.

Le liquide salivaire est acide, comme je l'ai dit, et il est possible que l'acidité seule, et non un ferment particulier, soit la cause déterminante de la coagulation.

J'ai recherché enfin si les glandes salivaires de la seiche renferment de la mucine. Pour cela, j'ai suivi d'abord le procédé d'Eichwald¹. Les glandes ayant été écrasées avec du sable furent mélangées avec 3 ou 4 volumes d'eau distillée, et portées à l'ébullition pendant quelques minutes.

La matière ayant été jetée sur un filtre, le liquide filtré fut additionné d'acide acétique. Il ne se produisit qu'un trouble très léger. La mucine étant, comme on sait, précipitée par l'acide acétique, il suit de là que ces glandes ne doivent renfermer que des traces de mucine.

J'ai repris cette recherche par une autre méthode reposant sur la solubilité de la mucine dans l'eau de chaux et sur la précipitation de la solution calcique par l'acide acétique. Les deux glandes salivaires de la seiche furent écrasées, puis épuisées par l'eau de chaux. Le liquide filtré, partagé en deux portions, n'a donné de précipité par l'acide acétique ni à froid ni à chaud. La salive de la seiche ne renferme donc pas de mucine.

Au contraire, l'acide azotique a donné naissance à un précipité blanc floconneux qui se redissout dans un excès de cet acide, comme dans un excès d'eau. Cet essai incomplet paraît donc démontrer que la salive renferme quelque chose d'analogue à l'albumine ordinaire².

I. Recherche de la trypsine dans la sécrétion hépatique des Céphalopodes.

— Krukenberg et Frédéricq³ ont constaté que la macération aqueuse

¹ *Ann. d. Chem. u. Pharmac.*, CXXXIV, 177.

² On sait qu'Obolensky a retiré de la mucine de la glande sous-maxillaire du bœuf (*Chimie physiologique de Gorup-Besanez*, t. I, p. 185, traduction française de Schlagdenhauffen).

³ KRUKENBERG, *Vergleichend physiologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungs-*

du tissu hépatique du poulpe digère la fibrine en solution acide et en solution alcaline. Je ne m'occuperai tout d'abord que de l'action de cette macération sans addition de réactif, ou seulement après addition d'alcali, me réservant de traiter à part de la digestion effectuée par elle dans un milieu acidulé artificiellement.

Ce que je veux examiner en premier lieu, c'est si la digestion ordinaire des Céphalopodes par l'intermédiaire de la sécrétion hépatique — digestion qui se passe, comme je le démontrerai dans un chapitre spécial, tout entière dans l'estomac — doit être comparée à la digestion gastrique ou à la digestion pancréatique des animaux supérieurs. La question a d'autant plus d'importance que, comme on le verra plus loin, l'estomac est la seule partie du canal intestinal dans laquelle se fait une digestion chimique.

Plateau est le premier physiologiste qui ait supposé qu'une digestion complète pouvait se concevoir en l'absence de toute action gastrique proprement dite. « en accordant plus de prépondérance aux sécrétions pancréatique et intestinale ¹ », et il conclut des recherches qu'il a faites dans cette direction que, chez les animaux observés par lui, le phénomène chimique de la digestion — si on veut faire un rapprochement avec ce qui se passe chez les animaux supérieurs — doit être comparé à la digestion pancréatique et non à la digestion gastrique.

C'est à peu près la même opinion qu'on trouve exprimée par Hoppe-Seyler, relativement à la digestion chez l'écrevisse ². Depuis lors, les observations qui ont été faites par différents auteurs n'ont fait que justifier cette supposition³, et il semble qu'une digestion

vorgänge (Unters. a. d. physiol. Inst. d'Univ. Heidelberg., t. II, 1878, p. 1). — FRÉDÉRICQ, *Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe*. Tirage à part, p. 54.

¹ PLATEAU, *Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Aranéides dipneumones*, p. 117, 1877. — *Mémoire sur la digestion chez les insectes*, p. 103, 1874.

² HOPPE-SEYLER, *Ueber Unterschiede im chemischen Bau und der Verdauungs höherer und niederer Thiere* (Archiv. für die gesammte Physiologie, t. XIV, 1877, p. 393).

³ RICHET, *Du suc gastrique*, p. 83.

unique, qui serait analogue à la digestion pancréatique des animaux supérieurs, doit être acceptée pour beaucoup d'invertébrés.

Pour distinguer la digestion pancréatique de la digestion gastrique — c'est-à-dire la *trypsine* (mot qui a été créé par Kühne pour désigner le ferment du suc pancréatique qui digère les matières protéiques), de la pepsine, il semble que l'on peut seulement s'appuyer sur les trois propositions suivantes qui résument les travaux faits sur ce sujet :

1° Les deux ferments digèrent également bien certaines matières albuminoïdes, la fibrine par exemple, mais l'apparence que prennent successivement ces matières est différente avec chacun des deux ferments ;

2° Les produits de la digestion d'une même matière albuminoïde diffèrent avec le ferment ;

3° Certaines matières albuminoïdes qui sont digérées par un des ferments ne sont pas digérées, ou ne le sont qu'imparfaitement par l'autre, et réciproquement.

Lorsqu'on traite de la fibrine crue par du suc gastrique naturel ou artificiel, la fibrine se gonfle, devient transparente, puis se dissout presque entièrement en formant un liquide opalescent. Au contraire, avec le suc pancréatique, la fibrine ne se gonfle pas ; mais au bout d'un temps plus ou moins long, suivant la proportion de ferment actif présent dans le liquide, elle se dissout comme avec le suc gastrique.

J'ai fait dissoudre 20 centigrammes environ d'extrait de foie de poulpe, obtenu d'après le procédé indiqué à la page 21, dans 20 centimètres cubes d'eau. J'ai ajouté à la solution quelques flocons de fibrine fraîche de mouton, et j'ai abandonné à la température du laboratoire.

Après sept à huit heures, la fibrine était dissoute ; elle ne s'était pas gonflée préalablement.

La pepsine, comme on sait, lorsqu'elle est placée dans des condi-

tions analogues (en milieu neutre) n'exerce aucune action sur la fibrine.

On a étudié avec soin dans ces dernières années les produits successifs que fournissent les deux digestions gastrique et pancréatique de la fibrine, avec l'espoir de trouver dans cette étude une caractéristique nette de chacune des deux digestions.

Dans la digestion gastrique, la fibrine est tout d'abord changée en un corps analogue à la syntonine, qui est en solution grâce à une petite quantité d'acide HCl et qui jouit des propriétés suivantes : *a*, elle n'est pas précipitée de cette solution acide par l'ébullition ; *b*, elle est précipitée entièrement de cette solution à froid par neutralisation exacte ; *c*, ce précipité n'est soluble ni dans l'eau, ni dans de l'eau tenant en dissolution du chlorure de sodium.

C'est là la première phase de la digestion gastrique ; mais cette syntonine pepsique se convertit bientôt en véritables peptones, qui ne précipitent plus par neutralisation, ni par addition de ferrocyanure de potassium additionné d'acide acétique, ni par addition d'acide azotique. Toutefois la formation des vraies peptones serait précédée par la formation de *propeptones* (Schmidt Mülheim), dénomination sous laquelle il faut comprendre tous les produits intermédiaires entre la syntonine et les peptones vraies. Ces propeptones ont, entre autres propriétés, celle de précipiter par addition de chlorure de sodium au liquide acidulé par HCl (après enlèvement de la syntonine).

En résumé, les phases principales de la digestion gastrique sont indiquées par la formation successive des produits suivants : syntonine, propeptone, peptones vraies.

Dans la digestion pancréatique, la fibrine est transformée en premier lieu en une substance analogue à la globuline, substance insoluble dans l'eau, soluble dans le chlorure de sodium étendu ainsi que dans l'eau alcalinisée, mais dont la solution est coagulable par la chaleur. On pensait que les produits formés dans la suite

du processus trypsique sont différents de ceux de la digestion gastrique; mais les travaux récents d'Otto¹ ont fait voir que, comme pour la digestion gastrique, on trouve dans la fibrine en digestion pancréatique successivement de la propeptone et des peptones.

Jusqu'à ce troisième terme (peptone), la différence entre les deux digestions porte donc seulement sur le premier terme².

En conséquence, j'ai étudié l'action digestive de l'extrait du foie de poulpe de la façon suivante : dans de l'eau renfermant en dissolution 20 centigrammes d'extrait pour 20 centimètres cubes d'eau, j'ai ajouté quelques flocons de fibrine de mouton. J'ai maintenu à 30 degrés pendant vingt-quatre heures. Le liquide ne renfermait plus alors que quelques débris. Il est filtré, puis porté à l'ébullition. Il ne se fait pas de précipité. L'addition de lessive de soude, puis de 2 ou 3 gouttes d'une solution étendue de sulfate de cuivre, donne la coloration rouge caractéristique des peptones. Cette expérience indique que la fibrine a été peptonisée, mais elle ne dit rien sur les phases de la peptonisation. Pour apprécier ces phases, j'ai eu recours à l'expérience recommandée par Laudur-Brunton³.

Des flocons de fibrine, après avoir été soumis à l'ébullition dans l'eau, furent portés dans une solution d'extrait de foie de poulpe (20 centigrammes pour 20 centimètres cubes d'eau) exposée à la température de 40 degrés. Au bout d'une heure et demie de digestion, les morceaux de fibrine plus ou moins corrodés furent retirés, lavés à l'eau distillée, puis triturés avec de l'eau renfermant 10 pour 100 de chlorure de sodium, après quoi jetés sur un filtre.

¹ *Beiträge zur Kenntniss der Umwandlung von Eiweissstoffen durch Pancreas ferment* (Zeitsch. f. physiolog. Chemie, t. VIII, p. 129, 1884).

² C'est bien là une différence entre les deux digestions, mais non une différence entre les deux ferments. Le traitement de la fibrine par l'acide chlorhydrique seul fournit, plus lentement il est vrai qu'en présence de la pepsine, le même produit qui se forme d'abord dans la digestion pepsique : la syntonine. Voir *Des caractères qui peuvent servir à distinguer la pepsine de la trypsine*, par Em. Bourquelot (Journ. de pharm. et de chim., 5^e série, t. X, p. 177, 1884).

³ *Manuel du laboratoire de physiologie de Burdon-Sanderson*, p. 524. Traduction de Moquin-Tandon.

Le liquide filtré a donné un léger précipité par l'acide azotique. Il a également précipité à l'ébullition. Il suit de là que la solution de chlorure de sodium avait dissous de la matière albuminoïde, et, comme cette matière s'est précipitée à l'ébullition, il est hors de doute qu'elle n'est autre chose que la globuline. La première phase de la digestion par l'extrait de foie de poulpe — sans addition de réactif — est donc analogue à la première phase de la digestion par le suc pancréatique des animaux supérieurs.

Ce dernier ayant à la fois la propriété d'effectuer la digestion de la fibrine en solution neutre et celle de la déterminer en solution alcaline, j'ai également essayé l'action de l'extrait de foie de poulpe sur la fibrine dans un milieu alcalinisé artificiellement (renfermant une proportion de carbonate de soude correspondant à 2 pour 1000 d'acide chlorhydrique).

La dissolution de la fibrine s'est faite de la même manière que sans addition d'alcali. Au bout de douze heures, la température étant de 30 degrés, il reste à peine quelques débris de matière. Les globulines étant solubles dans l'eau alcalinisée¹, on comprend que, dans une digestion (non trop avancée), la globuline provenant de la digestion de la fibrine sera en dissolution dans le liquide, si les conditions de milieu sont celles ci-dessus, c'est-à-dire si le milieu est alcalin. On comprend également qu'en neutralisant avec de l'acide chlorhydrique, cette matière albuminoïde ne doit pas précipiter, du moins si elle n'est pas en trop grande proportion, puisqu'on fait du chlorure de sodium et que, comme je l'ai dit, les globulines sont solubles dans la solution de ce sel².

Le liquide de digestion ci-dessus est filtré : liquide A, puis neutralisé. Il trouble à peine ; il ne renferme donc pas de syntonine. Il est filtré de nouveau : liquide B. Une partie de B est portée à l'ébullition : il se fait un précipité manifeste. Une autre est additionnée

¹ WURTZ, *Traité de Chimie biologique*, p. 99.

² Voir, pour les conditions de solubilité de la globuline dans différentes solutions, Wurtz, ouvrage ci-dessus, p. 99.

d'acide azotique : précipité. Il y a donc eu dans cet essai, comme dans l'essai avec l'extrait de foie en liqueur neutre, formation de globuline, et la digestion qu'on obtient en *liqueur alcaline* est identique avec la digestion pancréatique des animaux supérieurs, effectuée dans les mêmes conditions,

La digestion, telle que je l'avais ainsi obtenue, est d'ailleurs assez avancée, car une portion du liquide B, traitée successivement par la potasse et une faible quantité de sulfate de cuivre (2 gouttes d'une solution étendue), donne la coloration rose caractéristique des peptones, coloration qu'une nouvelle addition de solution de sulfate de cuivre change en coloration violette. Cette coloration rose se produit encore lorsqu'on a séparé la globuline par filtration, après coagulation par la chaleur.

Le suc pancréatique ne se borne pas en général à digérer la fibrine avec formation des seuls produits suivants : globuline, pro-peptones, peptones. Les peptones fournissent ensuite de la leucine et de la tyrosine, composés cristallisés, auxquels il faudrait ajouter, d'après Kühne, un produit sur lequel la trypsine n'a plus d'action et qu'il appelle *antipeptone*¹.

On aurait donc pu, dans le liquide précédent, chercher à constater la présence de ces corps; mais la leucine et la tyrosine ne se rencontrent pas seulement dans les produits de la digestion pancréatique, il y en aurait également dans le suc gastrique, comme cela a été démontré par M. Ch. Richet². Dans l'espèce, cette recherche ne présentait donc aucun intérêt. D'ailleurs, je montrerai plus loin que le foie des céphalopodes renferme déjà ces produits cristallisés (voir p. 110).

D'un autre côté, J. Béchamp³ a trouvé que, lorsque les matières albuminoïdes sont digérées par le pancréas, leur pouvoir rotatoire

¹ Voir OTTO, *loc. cit.*, p. 146-148.

² Ch. RICHET, *Du suc gastrique*, p. 54.

³ *Recherches sur les albuminoses pancréatiques*, par J. Béchamp (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 1882, t. XCIV, p. 883).

baisse davantage que lorsque ces mêmes matières sont digérées par le suc gastrique. Mais Otto a montré¹ que les peptones pancréatiques ont le même pouvoir rotatoire que les peptones gastriques,—à la condition que les peptones examinées soient pures dans les deux cas. La différence observée par Béchamp peut donc tenir à ce que la digestion était plus avancée dans le cas de la digestion pancréatique que dans celui de la digestion gastrique, et une distinction des deux digestions, fondée sur les conclusions de son travail, devient difficile, sinon illusoire.

Enfin, on avait donné comme produits normaux de la digestion pancréatique, la naphtylamine, l'indol, le scatol, l'acide hydroparacoumarique. Les deux premiers de ces corps se caractérisant par des réactions nettes : la naphtylamine par une coloration rose rouge avec l'eau chlorée², l'indol par une coloration rouge avec l'acide azotique renfermant des traces d'acide nitreux, la distinction d'une digestion pancréatique était facile, puisqu'il suffisait de constater l'une ou l'autre de ces colorations pour l'affirmer. Je dois d'ailleurs ajouter que la plupart des affirmations à cet égard ont été jusqu'ici basées sur ces colorations. Malheureusement, il a été prouvé que tous ces corps ne sont pas des produits de la digestion pancréatique, mais bien de la putréfaction³, et que le suc pancréatique, même sortant d'une fistule, renferme des ferments organisés, dont deux surtout, —d'après Duclaux, —sont de très actifs ferments des matières albuminoïdes. J'ai cependant essayé, sur les liquides de digestion de la fibrine obtenus en milieu neutre ou en milieu alcalin, avec l'extrait de foie de poulpe, les réactions de la naphtylamine et de l'indol, mais sans succès.

Jousset de Bellesme a examiné l'action de la sécrétion hépatique

¹ *Loc. cit.*, p. 145.

² LAUDUR-BRUNTON, *Manuel de Burdon-Sanderson*, p. 525.

³ KUHN, *Deutsche Chem. Gesellsch.*, 1873, p. 206, cité dans le Dictionnaire de Würtz, au Supplément, p. 944, article *Indol*. — OTTO, *loc. cit.*, p. 129. — DUCLAUX, *Microbiologie*. — BUBNOW, *Zeitschrift f. phys. Chemie*, t. VII, p. 328.

du poulpe sur des morceaux de muscles de *Carcinus Mænas*. En vingt-quatre heures, le muscle était digéré.

J'ai répété cette expérience à la température de 17 ou 18 degrés : 1° avec une macération du fœtus dans l'eau; 2° avec quelques gouttes de sécrétion hépatique versée directement par les canaux hépatiques; 3° avec le liquide contenu dans le cæcum intestinal d'un poulpe en digestion, et, dans tous les cas, la digestion du muscle s'est faite très rapidement. Les liquides digestifs employés étaient acides. Le muscle est tout d'abord disloqué en longueur, comme cela arrive avec le suc pancréatique des animaux supérieurs, et presque aussitôt la désagrégation est complète.

Au bout de cinq à six heures, le liquide fut filtré; additionné de lessive de soude et de quelques gouttes d'une solution étendue de sulfate de cuivre; il se produisit une coloration rouge, passant au violet par addition de plus de sulfate de cuivre. Cette réaction indiquait que les muscles avaient été peptonisés.

Mais il est une matière albuminoïde dont la digestion est particulièrement dévolue au suc pancréatique : c'est la caséine du lait. Le fait connu, de Cl. Bernard ¹, a été surtout affirmé, dans ces derniers temps, par William Roberts et par Duclaux. D'après le premier de ces deux derniers physiologistes ², si on ajoute à du lait, — surtout après l'avoir étendu d'un tiers ou d'un quart d'eau, — de l'extrait de pancréas, ce lait ne coagule pas, il perd rapidement sa couleur blanche et devient gris jaunâtre. Si on le traite alors par de l'acide acétique et même par l'acide nitrique, on ne détermine aucun précipité. La caséine est complètement peptonisée.

Duclaux a vu se produire le même phénomène sur une dizaine de centimètres cubes de lait dans lequel il avait introduit un fragment de pancréas de chien pesant quelques milligrammes ³.

¹ *Liquides de l'organisme*, t. II, p. 493. et *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 431.

² *Les Ferments digestifs*, p. 96. Traduction française.

³ DUCLAUX, *Mémoire sur le lait*, p. 46 (tirage à part).

Il y a donc dans cette manière si spéciale d'agir sur le lait du suc pancréatique, une caractéristique de la trypsine, puisque dans la digestion du lait par le suc gastrique on voit tout d'abord le lait se coaguler.

On pouvait donc encore étudier l'action du liquide hépatique du poulpe sur le lait, afin de savoir si cette action est comparable à celle du suc gastrique ou à celle du suc pancréatique. J'ai étudié en même temps, à titre de comparaison, l'action sur le lait de la pepsine d'Hottot et celle d'un pancréas de lapin.

Expérience A. — Pancréas de lapin en digestion et lait en partie écrémé. Poids du pancréas employé, environ 1 gramme ; volume du lait, 10 centimètres cubes, additionnés de 10 centimètres cubes d'eau ; température, 30 degrés. On voit le lait perdre bientôt sa couleur blanche tout autour du morceau de pancréas. Il se fait dans la masse un commencement de coagulation, mais en peu de temps, le coagulum disparaît, sauf quelques débris qui montent à la surface du liquide. Celui-ci ressemble à du petit-lait un peu louche. L'examen chimique démontre que la caséine est peptonisée. L'expérience a duré six heures.

Expérience B. — Pepsine de Hottot, 20 centigrammes ; eau acidulée (4 grammes d'acide chlorhydrique pour 1000), 10 centimètres cubes. On triture la pepsine dans l'acide dilué, on filtre et on mélange le liquide filtré à 10 centimètres cubes de lait. Coagulation complète. Le coagulum paraît se contracter. Après six heures de digestion, à la température de 30 degrés, il reste encore un résidu notable qui occupe le fond du tube.

Expérience C. — Morceau de foie de poulpe en digestion, environ 1 gramme ; lait, 10 centimètres cubes ; eau, 10 centimètres cubes ; température, 18 degrés. Mêmes apparences successives qu'en A. Après dix heures, il reste un faible résidu qui occupe la surface du liquide.

Expérience D. — Extrait de foie de poulpe, 20 centigrammes ; lait,

10 centimètres cubes; eau, 10 centimètres cubes; température, 30 degrés; durée de l'expérience, six heures.

Mêmes résultats qu'en C.

Dans les expériences C et D, l'examen chimique du liquide montre qu'il y a eu réellement peptonisation.

En résumé : 1° l'extrait de foie de poulpe digère la fibrine à la manière du suc pancréatique. La première phase de la digestion de la fibrine par cet extrait — formation de globuline — est identique à la première phase de la digestion pancréatique. En outre, cette digestion se fait aussi bien en solution alcaline qu'en solution neutre. Donc le foie de poulpe sécrète de la trypsine.

2° a. La digestion des muscles par la sécrétion hépatique naturelle ressemble surtout à leur digestion par le suc pancréatique.

b. Cette sécrétion naturelle détermine la digestion du lait à la manière du suc pancréatique et non du suc gastrique.

Il suit de là qu'il faut regarder la digestion des matières albuminoïdes, telle qu'elle a lieu ordinairement dans l'estomac du Céphalopode, comme une digestion analogue à la digestion pancréatique des animaux supérieurs.

II. *Recherche de la pepsine dans la sécrétion du foie des Céphalopodes.*

— Mais l'extrait de foie de poulpe digère les matières protéiques non seulement en milieu neutre et en milieu alcalin, non seulement encore dans son milieu naturel qui est un peu acide, et, dans ce dernier cas même, à la manière du pancréas des animaux supérieurs, mais encore dans un milieu qu'on a acidulé artificiellement avec l'acide chlorhydrique dans les proportions de 2 grammes d'acide pour 1 000, c'est-à-dire présentant une réaction acide comparable à celle du suc gastrique de l'homme. Cette propriété a été constatée par Krukenberg et par Frédéricq. L'expérience suivante montre que l'observation de ces physiologistes est exacte.

Dans de l'acide chlorhydrique étendu à 2 pour 1 000 on dissout 25 centigrammes de ce mélange de ferments extrait du foie par la

méthode ordinaire. On ajoute quelques flocons de fibrine de mouton et on porte à l'étuve à 35 degrés. La fibrine se gonfle d'abord, puis ne tarde pas à se désagréger complètement. Au bout de douze heures, le liquide est neutralisé. Il se fait un volumineux précipité ; on le sépare par filtration ; c'est un précipité de syntonine.

Une partie du liquide filtré est portée à l'ébullition : il ne se fait pas de coagulation. Une autre portion est additionnée d'acide azotique : pas de précipité. Une troisième portion est additionnée de tannin : précipité très notable. Enfin, une dernière portion donne, avec de la lessive de soude, puis une goutte de solution étendue de sulfate de cuivre, la coloration rouge que donnent les peptones.

La fibrine a donc été en partie digérée, puisqu'il s'est formé des peptones. De plus, la digestion a été une digestion pepsique, puisque dans la première phase il s'est formé de la syntonine qui s'est précipitée lors de la neutralisation du liquide.

Cette expérience semblerait donc prouver qu'il existe de la pepsine mêlée à la trypsine dans la sécrétion hépatique du poulpe. C'est là une conclusion identique à celle que Krukenberg a émise à la suite d'expériences instituées un peu différemment sur le même sujet.

Mais ce fait est si anormal relativement à ce qu'on sait des animaux supérieurs chez lesquels chacun des deux ferments est sécrété par une glande particulière, que je crois nécessaire, avant d'exposer une autre série de recherches effectuées dans le but de trouver une nouvelle caractéristique de la pepsine, que je crois nécessaire, dis-je, de discuter les conditions dans lesquelles ont été faites les expériences de Krukenberg.

Avant tout, il me faut écarter une question préjudicielle qui a trait à la réaction (alcaline, neutre ou acide) que l'on suppose devoir présenter un milieu pour que l'un ou l'autre des deux ferments des matières protéiques puisse y exercer son action.

On a cru pendant longtemps qu'une réaction alcaline ou neutre était indispensable pour que la digestion trypsique pût s'effectuer.

S'il en était ainsi d'une manière absolue, la conclusion de la page précédente — à savoir que la digestion ordinaire des poulpes est une digestion trypsique — serait difficile à admettre, puisque la réaction du contenu du tube digestif pendant la digestion est acide chez ces animaux. Le fait est qu'une réaction alcaline ou neutre n'est pas nécessaire, l'action de la trypsine s'exerçant également dans un milieu acide.

Chez certains animaux supérieurs, en effet, le pancréas est naturellement acide. Rabuteau et Papillon ¹ ont trouvé que le suc pancréatique des raies présente une acidité constante.

D'après Laudur-Brunton ², on remarque fréquemment que si l'extrait aqueux du pancréas a été préparé avec une glande parfaitement fraîche et encore chaude, la trypsine a fort peu d'action ou est même complètement inactive. Dans ce cas, l'addition d'une petite quantité d'acide chlorhydrique étendu rend souvent le ferment capable de digérer les protéïdes.

D'après Cl. Bernard ³, le liquide intestinal est acide quand les matières alimentaires azotées dominent dans l'alimentation.

Lussana ⁴, qui a observé la puissance digestive du suc pancréatique légèrement acidulé sur l'albumine coagulée, pense que la réaction acide faible correspond aux phénomènes digestifs du tube intestinal, tandis qu'il attribue les modifications obtenues sous l'influence de réactions alcalines à des phénomènes de décomposition putride.

En un mot, pour tous les physiologistes qui précèdent, une réaction faiblement acide caractérise le plus souvent le milieu dans lequel agit le suc pancréatique.

Mais une réaction plus fortement acide entravera-t-elle l'action trypsique?

¹ *Recherches sur quelques points de l'anatomie et de la physiologie des poissons et des crustacés* (Moniteur scientifique, 3^e série, t. IV, 1874, p. 67).

² *Manuel de Burdon-Sanderson*, p. 524.

³ *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 457.

⁴ *Chimie physiologique de Gorup-Besanez*, t. I, p. 708.

Kühne avait fixé le maximum d'acidité au delà duquel la trypsine ne peut plus agir à 50 centigrammes d'acide chlorhydrique pour 1000. Mais Ewald, le premier¹, ayant examiné une poudre de pancréas de bœuf, constata qu'elle possédait encore des propriétés digestives à l'égard de la fibrine dans une solution chlorhydrique à 3 pour 1 000.

Karl Mays², reprenant les recherches d'Ewald, trouva que l'extrait de pancréas agit encore dans un milieu renfermant 10 pour 1 000 d'acide acétique ou même 3 pour 1 000 d'acide chlorhydrique, et s'assura que la digestion ainsi obtenue comportait les premiers stades de la digestion pancréatique. Ces proportions sont très élevées, puisque l'acidité du suc gastrique ne représente, en moyenne, en acide chlorhydrique, que 2 pour 1 000.

L'acidité du milieu digestif chez les poulpes ne peut donc être invoquée comme un argument de discussion à opposer à la conclusion à laquelle m'ont amené les faits que j'ai exposés plus haut. Il est vraisemblable que, relativement à l'influence répressive des acides sur l'action trypsique, il faut tenir compte des proportions de l'acide présent et de l'espèce de l'acide lui-même. Si ces proportions sont relativement faibles, si l'acide est un acide organique, l'action trypsique peut n'être pas entravée.

Mais s'il en est ainsi, de nouveaux problèmes se présentent à résoudre. A partir de quel degré d'acidité, pour un acide déterminé, cessera l'action trypsique? Étant donné un mélange acidulé de pepsine et de trypsine, l'action des deux ferments s'exercera-t-elle simultanément? L'action de la pepsine cessera-t-elle, celle de la trypsine continuant à s'exercer, si l'acidité du mélange est faible? Au contraire, à un plus haut degré d'acidité la digestion trypsique s'arrêtera-t-elle, la digestion pepsique se continuant seule?

Il suffit d'avoir énoncé toutes ces questions, qui sont loin d'être résolues à l'heure actuelle, pour que l'on comprenne qu'il est im-

¹ *Zeitschrift f. Klin. med.*, I, Heft 3, cité par Karl Mays.

² *Ueber die Wirkung von Trypsin in Säuren und von Pepsin und Trypsin aufeinander* (Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidel., 378-393, 1880).

possible d'affirmer l'existence de la pepsine dans un liquide organique digérant en milieu acide en s'appuyant simplement sur cette donnée, qui n'est pas exacte, que la trypsine digère seulement en milieu alcalin, neutre ou faiblement acide. Si l'on ne tient pas compte du processus effectué, comme je l'ai fait ci-dessus, on ne peut affirmer l'existence de la pepsine dans un milieu digestif rendu acide et digérant dans ces conditions, que si on l'a acidifié suffisamment pour empêcher toute action tryptique, — à supposer qu'on y ait constaté auparavant la présence de la trypsine, comme c'est le cas en ce qui concerne la sécrétion digestive des poulpes.

F. Plateau, dans son travail sur les phénomènes de la digestion chez les Aranéides dipneumones ¹, a conclu de ses recherches que leur suc digestif ne renferme pas de pepsine. La méthode qu'il a suivie se résume dans l'examen d'une digestion de fibrine dans le suc naturel ou dans ce même suc alcalinisé d'une part, et, d'autre part, dans ce suc acidulé par l'acide chlorhydrique, de façon à lui donner l'acidité du suc gastrique. La digestion ne s'étant faite que dans le premier cas (suc naturel ou suc alcalin), il est parfaitement certain que le ferment qui amène ici la transformation des albuminoïdes en peptones n'est pas la pepsine, laquelle n'agit qu'en milieu acide. Et cette conclusion vaut, indépendamment de la manière dont s'est faite la digestion de la fibrine, — manière qui, d'ailleurs, rappelait la digestion par le suc pancréatique.

Le résultat négatif du deuxième essai justifie également la conclusion de Plateau (absence de pepsine). Mais s'il y avait eu digestion dans ce deuxième cas, Plateau eût-il été autorisé à affirmer la présence de la pepsine? Oui, si l'on s'en rapporte aux recherches de Kühne, d'après lesquelles une proportion de 50 centigrammes pour 1000 d'acide chlorhydrique est la proportion maximum d'acide dans laquelle la trypsine peut encore digérer; non pourtant d'après Karl Mays, qui rapporte, comme je l'ai dit plus haut, avoir déterminé une

¹ Page 117.

digestion réellement pancréatique dans un milieu à 3 pour 1000 d'acide chlorhydrique.

On voit en somme, par toutes ces données si difficiles à concilier, que les proportions d'acide, l'espèce de l'acide, ne sont pas les seuls facteurs à considérer, lorsqu'on veut se rendre compte des conditions dans lesquelles la trypsine peut exercer son action en milieu acide. Il n'y a pas à douter que l'on doive encore faire intervenir la proportion du ferment employé ou plutôt la proportion de matières albuminoïdes qui l'accompagnent et peuvent, en quelque sorte, ramener le degré d'acidité du milieu à un degré assez peu élevé pour que l'acide soit alors sans influence nuisible sur le ferment¹. La nécessité de tenir compte de ce troisième facteur s'imposera plus loin encore et peut-être plus nettement à propos des conditions de l'action de la diastase, conditions que je me trouverai amené à examiner.

D'après Krukenberg, la sécrétion hépatique de l'*Eledone moschata* et de la *Sepia officinalis*² digère la fibrine en solution acide à 1 ou 2 pour 1000 d'acide chlorhydrique. L'auteur ne dit pas avoir cherché à vérifier si le processus digestif, qui se produisait dans ces conditions, était bien un processus pepsique. On peut donc opposer à sa conclusion l'argument que j'ai développé ci-dessus.

En résumé, des faits et des observations qui précèdent, il ressort, relativement à la question de savoir si la sécrétion hépatique des Céphalopodes renferme de la pepsine, qu'une seule expérience, celle dans laquelle j'ai constaté la formation de syntonine comme

¹ Les matières albuminoïdes sont, en effet, des amides complexes qui, comme les composés amidés, en général, peuvent se combiner avec les acides. A. Béchamp a montré que certaines de ces matières peuvent retenir jusqu'à 14 pour 100 d'acide chlorhydrique qui ne se dégage pas par la dessiccation dans le vide sec par la chaux vive. La proportion d'acide libre du milieu dans lequel se fait la digestion n'est donc pas toujours la proportion de l'acide qu'on a ajouté; mais celle de celui qui n'a pas été neutralisé par les albuminoïdes présents. Cette notion permet de comprendre toutes les difficultés du sujet.

² *Vergleichend physiologische Beiträge zur kenntniss der Verdauungsvorgänge* (Unt. a. d. phys. Inst. d. Univ. Heidelberg, 1878, t. II, p. 1.

première phase digestive en solution acide, doit être interprétée en faveur de l'existence de ce ferment¹. Quant aux expériences de Krukenberg, si elles tendent à faire adopter la même conclusion, elles sont loin d'enlever tous les doutes à cet égard². Au reste, j'ai déjà insisté ailleurs sur ce point³.

Mais ce n'est pas tout, il me reste encore à dire quelques mots de travaux qui, effectués dans une direction un peu différente, n'en ont pas moins conduit à des résultats difficiles à concilier avec la croyance à l'existence simultanée des deux ferments dans la même sécrétion digestive.

Ainsi, on a d'abord recherché si la pepsine, dans les conditions physiologiques, n'est pas apte à détruire la trypsine.

Kühne, le premier, en 1876⁴, a observé que la trypsine est détruite sous l'action de la pepsine digérante.

Karl Mays⁵ a repris les expériences de Kühne et trouvé que la pepsine détruit la trypsine dans un milieu à 0,5 pour 1 000 d'acide chlorhydrique.

Baginsky⁶, après avoir constaté que la pepsine n'est pas détruite après alcalinisation pendant vingt-quatre heures, trouve, comme Ewald (1880) et Langley (1881)⁷, que la trypsine est détruite par

¹ Encore est-il juste de dire qu'il n'en découle qu'une présomption. Voir la note au bas de la page 71.

² Je dois citer cependant une expérience de Krukenberg plus probante à cet égard, comme on le verra plus loin; c'est celle dans laquelle ce physiologiste a constaté que le suc digestif de l'intestin du *Loligo vulgaris* mis en contact avec 2 pour 1 000 d'HCl pendant quatre à six heures à 40 degrés centigrades, perdait ses propriétés tryptiques (*Ueber die Verdauungsvorgänge bei den Cephalopoden, Gastropoden und Lamellibranchen*. Même publication, t. II, p. 402).

³ Des phénomènes de la digestion chez les invertébrés, Em. Bourquelot (*Revue scientifique*, 3^e série, t. V, p. 791. Voir aussi Raph. BLANCHARD, *Comptes rendus*, 23 avril 1883).

⁴ Cité par Mayer, *Enzymologie*, p. 97.

⁵ Travail cité déjà à la page 80.

⁶ BAGINSKY, *Ueber das Vorkommen und Verhalten einiger Fermente* (*Zeitschrift für physiologische Chemie*, t. VII, p. 209, 1883).

⁷ Cités par Baginsky à la page 221.

la pepsine en solution acide; mais que la pepsine n'est pas détruite par la trypsine en solution alcaline (vingt-quatre heures). Toutefois, il lui a paru que, après un aussi long influencement, l'action pepsique n'était plus aussi rapide.

Les observations de William Roberts¹ sont très probantes sur ce sujet. Il a d'abord constaté que si on laisse l'extrait du pancréas avec de l'eau acidulée par l'acide chlorhydrique, pendant une heure, à l'étuve à 40 degrés, puis qu'on neutralise soigneusement, le ferment a conservé ses propriétés. Il a fait ensuite le même essai en présence de pepsine et d'acide lactique, ajouté de façon à ce que le milieu représentât en acidité 2 pour 1000 d'acide chlorhydrique.

Après une heure d'exposition à l'étuve, le mélange, soigneusement neutralisé, révèle une inertie complète. La même expérience répétée avec le suc gastrique d'un malade donna le même résultat.

Il y a donc accord entre les différents physiologistes à l'égard de la destruction de la trypsine par la pepsine physiologique, c'est-à-dire en solution acide.

Si à cela nous ajoutons les observations de Duclaux, d'après lequel le tissu pancréatique se dissout dans le suc gastrique, alors que le suc pancréatique n'a aucune action sur le tissu qui lui donne naissance², nous serons autorisés à nous demander comment le foie des Céphalopodes peut sécréter deux ferments, dont l'un, non seulement détruit l'autre, mais peut digérer le tissu qui lui donne naissance.

Je me résume : la trypsine agit en milieu acide; la pepsine en milieu acide détruit la trypsine; les deux ferments ne peuvent donc exister simultanément dans un milieu acide, et, comme j'ai démontré, dans le chapitre qui précède, que le ferment digestif des Céphalopodes qui agit dans les conditions ordinaires, c'est-à-dire en milieu acide, est bien de la trypsine, il doit s'ensuivre, si

¹ *Les Ferments digestifs*, traduction française, p. 55.

² *Sur la digestion pancréatique* (*Répertoire de pharmacie*, t. X, p. 209, 1882).

les faits avancés par les auteurs précités sont exacts, qu'il n'y a pas de pepsine.

Mais dans l'étude de ces sortes de questions il n'y a rien d'aussi trompeur qu'un raisonnement mathématique. Il faut compter avec tant de facteurs, qu'il est facile d'en oublier dont l'intervention suffit pour infirmer la conclusion.

Au lieu de m'en tenir à la critique des travaux antérieurs, j'ai pensé qu'il serait plus profitable au but que je m'étais proposé de chercher moi-même une méthode autre que celle qu'on a employée jusqu'ici pour caractériser et rechercher les ferments des matières albuminoïdes.

Les ferments solubles sont, comme on sait, des matières albuminoïdes : la pepsine et la trypsine étant des ferments destructeurs des matières albuminoïdes, on peut se demander si les ferments, autres que ceux qui viennent d'être cités, ne sont pas détruits par ceux-là mêmes. On vient d'ailleurs de voir que la trypsine est détruite par la pepsine en solution acide, tandis que l'inverse n'existe pas. Quelques-uns des ferments solubles, comme la diastase, l'émulsine, l'invertine, la myrosine, sont facilement caractérisés. Si l'un d'entre eux est digéré par l'un ou l'autre des deux ferments protéiques, il sera facile d'en constater la disparition. Inversement, si le ferment disparaît dans un milieu physiologique, on est fondé — étant démontré qu'il n'existe pas d'autre cause de destruction — à supposer dans ce milieu la présence du ferment qui l'a digéré, de son ferment digestif.

Comme ici on n'a en vue que de rechercher la pepsine, le seul problème à résoudre est de chercher si la pepsine peut détruire d'autres ferments. On est du reste guidé dans ces recherches par les considérations suivantes : le suc gastrique renferme, comme on sait, de la pepsine et de la présure ; ces deux ferments étant produits par le même organe, et destinés à exercer leur action en même temps, dans le même milieu, il est vraisemblable qu'ils n'ont pas d'action l'un sur l'autre. On peut en dire autant pour la diastase

pancréatique et la trypsine, ferments qui sont sécrétés tous deux simultanément par le pancréas. Mais on peut se demander si la pepsine n'est pas le ferment digestif de la diastase. S'il en est ainsi, la diastase devient un réactif de la pepsine.

Le problème est ainsi nettement posé ; mais, pour le résoudre, il faut tenir compte d'un certain nombre de facteurs qu'on ne saurait négliger sans s'exposer à tirer de ses observations une conclusion erronée.

Supposons, en effet, qu'ayant placé de la diastase salivaire dans une solution de pepsine physiologique acidulée à 2 pour 1000, et qu'ayant attendu un temps suffisant, on constate, en ajoutant directement au mélange de l'empois d'amidon, que cet empois n'est pas saccharifié, devra-t-on en conclure que la diastase a été détruite ? En aucune façon.

La solution pepsique est acide, et il se peut que la diastase n'agisse pas en milieu acide. Le ferment pourrait être intact, et son action serait annihilée par l'acide présent dans la liqueur. Il fallait donc résoudre d'abord cette question :

La diastase agit-elle dans un milieu acide ?

Il était nécessaire de savoir, en outre, si la diastase est détruite par son séjour dans un milieu d'une acidité inférieure ou égale à celle du suc gastrique. Dans ce cas, la destruction aurait été produite par l'acide et non par la pepsine digérante.

Examinons la première question : la diastase agit-elle dans un milieu acide ?

Cette question a déjà été examinée par plusieurs physiologistes et résolue dans des sens divers.

D'après Kjeldahl ¹, de très petites quantités d'acides exagèrent l'action de la diastase de l'orge ; mais déjà, lorsque le liquide renferme 3 centigrammes par litre d'acide chlorhydrique ou sulfurique

¹ *Recherches sur les ferments producteurs de sucre. Influence des corps étrangers (Meddelelser fra Carlsberg Laboratoriet. Résumé français, p. 148 et 157).*

l'action est amoindrie. Lorsqu'il y a 10 centigrammes, l'action est pour ainsi dire arrêtée.

D'après Delmer ¹, de petites quantités d'acide citrique favorisent le processus diastasique; mais celui-ci est presque complètement arrêté par 50 centigrammes d'acide par litre.

Ces deux essais se rapportent à la diastase de l'orge germé, mais Kjeldahl a constaté à l'égard de la salive que 1 centimètre cube de salive, ajouté à 200 centimètres cubes de liquide amylacé, additionnés de 1 centigramme d'acide chlorhydrique, soit 5 centigrammes d'acide chlorhydrique par litre, a perdu toute action fermentaire.

Tous les auteurs pourtant ne sont pas d'accord sur ce point. Ainsi Cl. Bernard prétend que, lorsqu'on ajoute de l'acide chlorhydrique à la salive, la portion de ferment formée (Cl. Bernard admet que la diastase salivaire est produite par la décomposition des matières azotées de la salive, altération qui se ferait peu à peu) continue à agir. D'après lui, l'amidon est saccharifié, si l'on emploie la salive sur-le-champ; mais le lendemain, la salive n'agit plus sur l'amidon ².

D'après Gorup-Besanez ³, l'action de la salive n'est pas modifiée quand on sature le liquide alcalin par de l'acide acétique ou du suc gastrique; mais un excès d'acide l'arrête. D'ailleurs, le dédoublement recommence quand on neutralise de nouveau l'acide libre.

M. Ch. Richet ⁴ a fait une solution d'acide chlorhydrique à 2 pour 1000 renfermant de la fécule hydratée sur laquelle il a fait agir une certaine quantité de salive fraîche, et il a vu que la transformation de la fécule était non seulement aussi rapide, mais même plus rapide dans la solution acide que lorsque la solution est neutre

¹ Ueber den Einfluss der Reaction Amylum sovvie Diastase enthaltender Flüssigkeiten auf den Verlauf des fermentativen Prozesses (Zeitschrift für physiologische Chemie, t. VII, p. 4).

² Leçons de physiologie expérimentale, t. II, p. 162.

³ Chimie physiologique, t. I, p. 659.

⁴ Du suc gastrique chez l'homme et les animaux, p. 116, 1878.

ou légèrement alcaline. Il en conclut que la salive agit au milieu du suc gastrique acide plus énergiquement que dans la bouche.

Enfin, d'après Laudur-Brunton ¹, les acides étendus n'arrêtent pas l'action que la salive exerce sur l'amidon. Il conseille, pour s'en assurer, d'opérer de la façon suivante : prendre un tube à essai, y mettre parties égales de salive et d'eau chargée d'empois, ajouter ensuite un poids égal d'eau renfermant 15 pour 100 d'acide chlorhydrique du commerce. Au bout de cinq minutes, il est facile de constater la présence du sucre dans l'essai. L'auteur ajoute : « Le liquide que nous venons d'employer renferme une quantité d'acide chlorhydrique *à peu près égale* à celle du suc gastrique (qui est de 0,2 pour 100); donc l'expérience prouve que dans l'estomac d'un homme bien portant, la transformation de l'amidon en sucre s'opère rapidement.

Si la traduction est fidèle, M. Laudur-Brunton tire de cette expérience une conclusion qui n'est nullement justifiée. En effet, en ajoutant à la salive et à l'eau amidonnée un poids égal d'eau à 0,15 pour 100 d'acide chlorhydrique, on fait un liquide qui ne renferme plus que $\frac{0,15}{2}$ d'acide pour 100, soit 0,075. De plus, il s'agit ici d'acide chlorhydrique du commerce (qui renferme au plus 35 pour 100 d'acide), en sorte que ce n'est même plus 0,075, mais 0,026 pour 100. Nous sommes loin de 0,2 pour 100. Ajoutons que le mode opératoire est très défectueux; l'auteur, en effet, commence par mélanger ensemble la salive et l'empois, après quoi il ajoute l'eau acidulée; alors qu'on sait que l'action de la salive pure sur l'empois est si rapide.

L'expérience de Kjeldahl, comme on peut s'en convaincre en lisant le mémoire original, est inattaquable à cet égard.

Quoi qu'il en soit, il y a sur cette question des contradictions que j'ai dû tout d'abord essayer d'expliquer.

¹ *Manuel du Laboratoire de physiologie de Burdon-Sanderson*. Traduction de Moquin-Tandon, p. 433, 1884.

Essais avec la salive. — Celle-ci est de la salive mixte humaine filtrée préalablement. Tous mes essais ont été faits en mélangeant, tout d'abord l'acide chlorhydrique dilué et la salive, ajoutant ensuite l'empois.

Pour chacun des essais, on a employé 1 centimètre cube de salive et 5 centimètres cubes d'un empois liquide (voir p. 30). La seule différence entre chaque essai portait sur la proportion d'acide chlorhydrique. Dans tous les cas, le volume était porté à 20 centimètres cubes. L'examen était fait à la teinture d'iode et au microscope, au bout de vingt-quatre heures et au bout de quarante-huit heures.

Expériences.	Proportion d'HCl.	Résultat après 24 h.	Après 48 h.
1.....	0	saccharifié, compl.	id.
2.....	2 gr. p. 1000.	pas d'action.	pas d'action
3.....	1	id.	id.
4.....	0,5	id.	id.
5.....	0,25	id.	id.
6.....	0,20	id.	id.
7.....	0,10	id.	id.
8.....	0,05	action presq. nulle.	action presq. nulle.

Dans l'essai n° 8, l'iode donne une coloration bleue, mais l'examen microscopique du mélange révèle que les grains d'amidon, qui n'étaient que simplement gonflés dans l'empois, se sont liquéfiés. Il y a donc eu un commencement d'action.

Ce résultat est sensiblement le même que celui de Kjeldahl, puisque la salive n'a commencé à agir que dans le liquide ne renfermant que 0,05 d'acide chlorhydrique par litre. On remarquera que, tandis que Kjeldahl opérait avec 1 centimètre cube de salive dilué dans 200 centimètres cubes de liquide, dans mes essais, le volume du liquide pour la même quantité de salive était seulement de 20 centimètres cubes.

Mais j'ai tenu à faire, en outre, des essais en variant la quantité de salive, tout en conservant le même volume de liquide, la même proportion d'empois et la même proportion d'acide chlorhydrique.

Je n'ai agi ainsi que relativement aux essais (7) et (8), dans lesquels les proportions d'acide chlorhydrique étaient très faibles :

Expériences.	Acide HCl par litre.	Salive par essai.	Résultat après 24 h.	Après 48 h.
(7) a.....	0,10	1 cent. c.	pas d'action.	id.
(7) b.....	0,10	2 cent. c.	id.	id.
(7) c.....	0,10	3 cent. c.	commenc. d'action.	id.
(8) a.....	0,05	1 cent. c.	même résult. qu'en (8) ci-dessus.	
(8) b.....	0,05	2 cent. c.	saccharif. complète.	
(8) c.....	0,05	3 cent. c.	id.	

Dans l'essai (7) c, l'iode donne une coloration bleue, mais les globules d'amidon sont liquéfiés, comme d'ailleurs dans les essais (8) et (8) a. Dans les essais (8) b et (8) c, la saccharification est complète au bout de vingt-quatre heures. Dans ces deux derniers essais, la présence de l'acide chlorhydrique n'a donc pas empêché l'action diastatique.

Je crois qu'on peut donner de ces faits, qui, comme les opinions de Kjeldahl et de Richet, paraissent contradictoires, l'explication suivante : La salive étant légèrement alcaline, plus on ajoute de salive, plus on neutralise d'acide chlorhydrique, et pour une certaine quantité de salive, l'acide chlorhydrique peut être complètement neutralisé. En un mot, si l'action répressive de l'acide est absolue à l'égard du ferment qui est neutre, elle n'est que relative à l'égard de la salive dont la réaction alcaline intervient comme correctif de la réaction de l'acide ajouté.

Dans la première série d'essais (7), la salive présente constituait la vingtième partie du liquide total, et il a suffi de tripler cette quantité (7) c, c'est-à-dire d'introduire deux nouveaux vingtièmes de salive pour équivaloir à 5 centigrammes d'acide chlorhydrique par litre.

Sans donc multiplier davantage ces expériences, on peut affirmer que si l'on avait mélangé parties égales de salive et de liquide représentant l'acide et l'empois, on aurait obtenu un commencement de saccharification alors qu'il y aurait eu cependant 25 centigrammes d'acide chlorhydrique par litre.

Il suit de là, sans même qu'il soit nécessaire de tenir compte des variations en alcali des différentes salives, que M. Ch. Richet et M. Laudur-Brunton peuvent avoir raison lorsqu'ils disent que l'acide chlorhydrique n'a pas nui à l'action de la salive dans leurs expériences dans lesquelles la proportion de salive employée était considérable. M. Richet a même pu constater une suractivité du ferment, cela par hasard si, comme l'a établi Kjeldahl, de très petites doses d'acide favorisent le processus.

Mais ces physiologistes ont certainement tort lorsqu'ils concluent à l'innocuité de l'acide.

Il suit de là également que la question de savoir si la salive continue son action fermentaire dans l'estomac est moins facile à résoudre qu'on ne semble le supposer. Il est vraisemblable que l'action est totalement arrêtée dans certains cas où l'acide est en fortes proportions, et que dans d'autres, au contraire, les propriétés de la salive sont en partie conservées.

Notons encore, avant d'aller plus loin, les grands effets que de petits changements dans la réaction exercent sur la saccharification (5 centigrammes d'HCl dans 1 litre empêchant toute action). Si l'empois d'amidon est acide, c'est-à-dire si, comme c'est le cas le plus ordinaire pour un empois fait depuis vingt-quatre heures, il s'est développé dans cet empois une fermentation lactique, on conçoit qu'on soit induit à conclure à une nocuité absolue.

Je dois enfin ajouter qu'en me maintenant toujours dans les mêmes conditions d'expérience, prenant la salive à la même heure, etc., j'ai obtenu, dans trois séries d'essais, des résultats identiques à ceux que je viens d'exposer.

En résumé, la diastase salivaire et la diastase végétale n'exercent pas d'action fermentaire en présence de très petites proportions d'acides.

Nous arrivons à la deuxième question : La diastase maintenue un certain temps dans un milieu acide perd-elle ses propriétés?

Ici, les auteurs sont d'accord. Ainsi, W. Roberts, ayant mélangé

de la salive et de l'acide chlorhydrique dilué, ayant maintenu à 40 degrés pendant une heure et neutralisé ensuite soigneusement, trouva que le ferment salivaire avait conservé intactes ses propriétés ¹.

D'après Laudur-Brunton ², si l'on maintient de la salive en solution acide à 40 degrés ($\text{HCl} = 18,75$ pour 1000) pendant cinq minutes, on trouve que la salive n'a rien perdu de son action fermentaire.

J'ai également examiné ce point ; mais avant d'exposer mes recherches, je ferai la remarque que la neutralisation doit être parfaite avant d'essayer de nouveau l'action diastasique, la plus petite quantité d'acide restant pouvant, comme on l'a vu, empêcher l'action et conduire à une conclusion erronée.

Mes premières expériences m'ont donné tout d'abord des résultats contradictoires. Elles étaient faites de la façon suivante :

S'agissait-il, par exemple, de savoir si de la salive additionnée d'acide chlorhydrique, de manière à ce que ce liquide en renfermât 2 grammes par litre, était détruite après six heures de contact à 35 degrés ; on mettait successivement dans un tube à essai : salive, 1 centimètre cube ; HCl à 4 pour 1000, 10 centimètres cubes ; eau, 9 centimètres cubes. Puis on abandonnait le tout pendant six heures à la température voulue.

On avait, d'autre part, préparé une solution de soude caustique, telle que 10 centimètres cubes de cette solution alcaline neutralisaient exactement les 10 centimètres cubes d'acide HCl à 4 pour 1000.

Les six heures étant écoulées, on ajoutait 10 centimètres cubes de la solution alcaline ³, puis 5 centimètres cubes d'eau chargée d'empois. Au bout d'un temps suffisant, on examinait, à la teinture d'iode ou à la liqueur de Fehling, s'il y avait eu saccharification.

Dans plusieurs séries d'essais effectués de cette manière, il m'est

¹ Ouvrage cité, p. 55.

² *Manuel de Burdon-Sanderson*, p. 434.

³ Le liquide devait être ainsi neutralisé exactement.

arrivé de constater que la salive avait conservé toutes ses propriétés qui, avant la neutralisation, étaient simplement masquées par l'acide présent, et, dans d'autres cas, j'ai trouvé qu'elle les avait en partie perdues.

J'ai supposé, pour expliquer ces contradictions, que la neutralisation produite par ma méthode n'était pas parfaite, que peut-être l'addition de 5 centimètres cubes d'empois augmentait cette acidité, qu'il y avait eu dans cet empois, ou qu'il se produisait rapidement dans le mélange une fermentation lactique augmentant encore l'acidité, laquelle s'opposait au processus.

Il ne fallait pas songer ici à l'emploi du tournesol, car, comme l'a fort bien remarqué Kjeldahl, il n'est guère possible de déterminer, avec une entière exactitude, le moment où le liquide est neutre ; la saccharification et les changements qu'elle éprouve constituent, à cet égard, le réactif le plus délicat ¹.

Kjeldahl fait en outre observer que l'addition de $\frac{1}{100}$ de milligramme d'acide sulfurique dans 100 centimètres cubes de liquide détermine dans le processus un affaiblissement qui est facilement appréciable. $\frac{1}{100}$ de milligramme dans 100 centimètres cubes représente $\frac{1}{500}$ de milligramme dans 20 centimètres cubes. Or, 10 centimètres cubes d'acide chlorhydrique à 4 pour 1000 renferment 4 centigrammes d'acide, soit 20 000 fois $\frac{1}{500}$ de milligramme ; en sorte que $\frac{1}{500}$ de milligramme, c'est-à-dire la quantité d'acide capable d'influencer sensiblement le processus, représente environ $\frac{1}{100}$ de goutte!! Il est inutile de songer à mesurer un liquide avec cette approximation.

Je me suis demandé alors, car il était indispensable pour arriver au but que je m'étais proposé, d'avoir des résultats concordants, si un excès d'alcali présentait des inconvénients. Pour le savoir, j'ai fait la série d'essais qui suit :

Dans des milieux renfermant 1 centimètre cube de salive, 14 cen-

¹ Mémoire cité, p. 150.

timètres cubes d'eau, j'ai ajouté d'une solution étendue de soude caustique en quantité telle que le liquide A, par exemple, renfermât par litre une proportion d'alcali capable de neutraliser 5 centigrammes d'acide chlorhydrique, B, 10 centigrammes d'acide HCl, etc., etc.; après quoi j'ajoutai 5 centimètres cubes d'eau chargée d'empois. Il était tenu compte de ces 5 centimètres cubes dans l'établissement de la proportion d'alcali. Voici, du reste, un tableau résumant ces essais :

Essai.	Soude par litre en HCl.	Résultat après 24 h.	Après 48 h.
A.....	0,05	saccharif. compl.	
B.....	0,10	id.	
C.....	0,15	pas tout à fait compl.	complète.
D.....	0,25	incomplète.	complète.
E.....	0,375	id.	complète.
F.....	0,50	colorat. violette avec l'iode.	colorat. acajou.
G.....	0,75	colorat. bleue.	colorat. violette.
H.....	1	pas de saccharificat.	colorat. violette.

L'amidon a été saccharifié dans A et B, moins vite pourtant que s'il n'y avait pas eu d'alcali, comme je m'en suis assuré en examinant un essai fait parallèlement à ces derniers, sans alcali. Mais l'arrêt absolu de l'action diastasique n'a lieu que lorsque le mélange renferme une proportion de soude équivalente à 1 gramme d'acide chlorhydrique par litre.

Si, au lieu de soude, on emploie du carbonate de soude, l'action nuisible de l'alcali est encore moins accentuée; bien qu'elle se fasse déjà sentir à partir du moment où le mélange renferme une proportion de carbonate équivalente à 75 centigrammes par litre.

La conclusion que j'ai tirée de ces résultats, c'est que dans la recherche relative à la question de savoir si la diastase salivaire reprend ses propriétés, après neutralisation de l'acide chlorhydrique, dans les conditions d'expériences ci-dessus, il est indispensable d'arriver à une neutralisation telle que le liquide renferme par litre moins de 5 centigrammes d'acide chlorhydrique et moins de soude qu'il n'en faudrait pour neutraliser 30 centigrammes d'HCl. Il y a

donc moins d'inconvénient à dépasser la neutralité au profit de la réaction alcaline, qu'à rester en deçà.

D'autre part, en raison de l'acidité constante de l'amidon, du développement ultérieur de fermentations acides par les Schizomycètes, il devient évident qu'il faudra, pour se rapprocher de la neutralité, ajouter plus d'alcali que n'en comporte la proportion d'acide mise en premier lieu.

Ces considérations m'ont conduit à forcer la dose de soude de 1 à 2/10 de centimètre cube, et les résultats ont été conformes à mes prévisions, c'est-à-dire que, dès lors, ces résultats ont toujours été concordants.

Voici un tableau représentant une série d'essais exécutés pour savoir si le contact prolongé de la diastase salivaire avec différentes proportions d'acide chlorhydrique détermine la destruction du ferment.

Dans chaque expérience, la quantité de salive était de 1 centimètre cube, celle de l'empois ajouté 5 centimètres cubes, et le volume total de 20 centimètres cubes.

La neutralisation eut lieu après cinq heures de contact à la température de 18 degrés :

Expériences.	Proportion d'acide par litre.	Résultats.
A.....	0,10	ferment intact.
B.....	0,20	id.
C.....	0,25	id.
D.....	0,50	id.
E.....	1	id.
F.....	2	id.
G.....	3	id.
H.....	4	id.

Il ressort de là avec évidence que si la présence d'acide chlorhydrique dans le milieu fermentescible empêche la diastase salivaire d'agir, il ne détruit pas le ferment, puisqu'on le retrouve après neutralisation, tout au moins si on ne dépasse pas les proportions d'acide ci-dessus.

J'ai répété les mêmes expériences sur la diastase de l'orge germé, avec l'acide chlorhydrique et l'acide lactique.

Dans chaque essai on employait 5 centigrammes de diastase. Le contact avec l'acide chlorhydrique était prolongé pendant trois heures à 36 degrés, après quoi avait lieu la neutralisation, puis l'addition d'empois.

Je n'ai examiné que des milieux renfermant 50 centigrammes, 1 et 2 grammes d'acide chlorhydrique, ou des quantités équivalentes d'acide lactique par litre. Après neutralisation, j'ai toujours retrouvé la diastase avec ses propriétés.

Maintenant que nous savons que la diastase conserve ses propriétés dans un milieu d'une acidité relativement faible, il s'agit de rechercher si ce ferment se conserve dans un tel milieu, alors même qu'il présente des propriétés destructives plus énergiques par suite de la présence de la pepsine.

William Roberts¹ a déjà examiné cette question, d'une part dans un milieu renfermant de la pepsine et de l'acide lactique, d'autre part dans du suc gastrique humain. Le ferment salivaire introduit dans ces milieux, et maintenu à la température de 40 degrés pendant une heure, n'a pas repris ses propriétés par neutralisation exacte, ce qui lui a fait supposer qu'il avait été détruit.

Chittenden et Griswold² sont arrivés aux mêmes résultats que William Roberts à l'égard de la salive ; ils ont trouvé que le ferment salivaire est complètement détruit par une digestion de deux heures à 40 degrés avec le suc gastrique acide.

D'après Marcus et Pinet³, la pepsine fait disparaître la diastase salivaire non par elle-même, mais grâce à l'acide chlorhydrique

¹ *Ferments digestifs*, p. 56.

² *Sur l'action diastasique de la salive* (*Americ. Chem. Journ.*, 1881, p. 305). Le résumé de ce travail a été consulté dans *Berichte der deutschen Chemischen Gesellschaft*, p. 736.

³ *Contribution à l'étude des ferments non figurés* (*Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, t. IV, 7^e série, p. 168, 1883).

avec lequel elle doit être mélangée pour accomplir son action peptonisante. D'après les mêmes auteurs, la diastase végétale est également digérée par la pepsine, « mais c'est encore au moyen des quelques gouttes d'acide que contient cette solution ; ce n'est pas la pepsine qui agit ». Y a-t-il confusion dans l'esprit des auteurs ? c'est ce qu'il est difficile de savoir, leur note étant très concise et très sobre de détails expérimentaux. Ils semblent mettre l'action destructive sur le compte de l'acide chlorhydrique et, s'ils parlent de la pepsine seule, ils ne disent rien de l'acide seul. En réalité, le ferment peptique ne peut être séparé de l'acide ; en l'absence d'acide, il est toujours inerte : au contraire, l'acide chlorhydrique exerce sur les matières albuminoïdes des actions qui lui sont particulières. C'est donc sur cet acide qu'il fallait tout d'abord porter les investigations, avant d'essayer l'action de l'acide accompagné de la pepsine. Les recherches de MM. Marcus et Pinet sont donc incomplètes à cet égard.

Quoi qu'il en soit, les expériences que j'ai relatées plus haut démontrent que l'acide chlorhydrique seul, employé dans des proportions inférieures à 4 pour 1000, ne détruit pas le ferment. Il faut donc mettre la disparition du ferment diastasique, remarquée par MM. Marcus et Pinet, sur le compte d'une véritable digestion pepsique.

J'ai soumis cette question à un nouvel examen ; j'ai recherché si la diastase salivaire, d'une part, et la diastase végétale, d'autre part, sont réellement détruites par l'action de la pepsine en présence de l'acide chlorhydrique.

Ici, plus encore que dans les deux questions résolues précédemment, il y a beaucoup de facteurs qui peuvent amener dans les résultats des variations telles que ces résultats paraissent contradictoires. Ces facteurs sont d'abord ceux dont dépend l'action pepsique : le temps pendant lequel s'exerce l'action, la quantité de pepsine employée, la proportion d'acide et l'espèce d'acide ajouté, la température à laquelle on opère ; puis ceux inhérents à la solution dias-

tasique elle-même, qui sont ; les proportions de ferment qu'elle renferme, proportions qu'on ne connaît jamais, et la réaction de la solution qui, quand elle est de la salive, peut neutraliser une certaine proportion d'acide.

Naturellement, je n'ai pu songer à exécuter mes recherches en faisant varier chacun de ces facteurs ; mais je me suis astreint à me mettre, dans tous les cas, dans les conditions les plus favorables à l'action de la pepsine.

PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES. — *Pepsine et salive*. — La pepsine employée est une pepsine neutre très active. On s'est assuré également de l'activité de la salive.

Dans différents tubes à essai, on a mis :

Solution de pepsine.....	5 cent. c. = 5 centig. de pepsine.
Salive.....	5 cent. c.
Acide chlorhydrique dilué..	10 cent. c.

La dilution de l'acide était faite de façon à donner à chaque essai une acidité variable, indiquée d'ailleurs dans le tableau qui suit. Après quatre heures de contact à 37 et 38 degrés, le mélange était neutralisé, puis additionné d'empois. Après dix-huit heures, examen du mélange,

Expériences.	Proportion d'HCl.	Résultats.
A.....	4	pas de saccharification.
B.....	3	id.
C.....	2	id.
D.....	1	id.
E.....	0,50	id.
G.....	0,25	commenc. de saccharification.

Ainsi, dans tous les mélanges dont la proportion d'acide était inférieure à 0,25, la diastase salivaire a été digérée. Dans le tube G, l'addition d'eau iodée au mélange a donné lieu à une coloration violette. La saccharification était donc commencée.

Mêmes résultats avec des mélanges conservés simplement à la température ordinaire.

DEUXIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES. — *Suc gastrique de lapin et salive*. —

Le suc gastrique de lapin a été préparé en prenant l'estomac d'un lapin en digestion, enlevant les aliments et lavant grossièrement, puis maintenant dans l'eau distillée pendant cinq heures.

Des portions de 5 centimètres cubes de liquide filtré étaient additionnées comme ci-dessus de proportions variables d'acide chlorhydrique et de 5 centimètres cubes de salive. On maintenait deux heures à 30 degrés, puis on ajoutait de l'empois d'amidon et on abandonnait dix-huit heures à la température du laboratoire. Après quoi, on analysait le mélange.

Expériences.	Proportion d'HCl.	Résultats.
A.....	1 p. 1000.	pas de saccharification.
B.....	0,50	id.
C.....	0,25	saccharification complète.
D.....	0,20	id.

Il ressort de ces essais que le ferment salivaire est détruit par la pepsine physiologique et par le suc gastrique préparé artificiellement avec la muqueuse stomacale du lapin. Toutefois, si la proportion d'acide est faible, le ferment salivaire reste intact.

Il en est absolument de même avec la diastase de l'orge germé.

TROISIÈME SÉRIE D'EXPÉRIENCES. — *Pepsine et diastase du malt.*

A	Solution de pepsine.....	10 centimètres cubes. =	10 centig. de pepsine.
	— de diastase.....	5 — =	5 centig. de diastase.
	Acide HCl à 4 p. 1000..	15 —	

Après deux heures de contact à 18 degrés, on neutralise et on ajoute de l'empois. Vingt heures après, l'eau iodée ajoutée au mélange donne la coloration bleue caractéristique de l'amidon intact. En outre, une portion du produit ne fournit aucune réduction avec la liqueur cupro-potassique. La diastase a donc été détruite.

B	Solution de pepsine.....	10 centim. c.
	— de diastase.....	5 centim. c.
	Acide lactique, 4 pour 1000 de HCl.....	15 centim. c.

Même mode opératoire qu'en A et mêmes résultats. Deux essais

analogues ont été faits à la température de 35 degrés et ont fourni les mêmes résultats.

Solution de pepsine.....	10	centimètres cubes.
— de diastase.....	5	—
HCl à 2 pour 1000.....	5	—

Après trois heures de contact à 35 degrés, neutralisation. Addition d'empois. L'empois n'est pas saccharifié.

Il paraît donc pleinement démontré que la diastase salivaire ou végétale est détruite, digérée par la pepsine physiologique, et nous pouvons maintenant utiliser cette donnée à la solution de la question de savoir si réellement, comme l'expérience que j'ai décrite à la page 78 l'indiquait, la sécrétion hépatique de poulpe renferme de la pepsine.

Il ne sera même pas nécessaire d'ajouter de la diastase à la sécrétion, puisque, comme je l'ai montré, elle renferme de notables proportions de ce ferment. Il suffira d'aciduler avec HCl l'extrait de poulpe de façon à lui donner une acidité égale à 2 pour 1000, d'attendre quelques heures à la température ordinaire ou à la température de 35 à 40 degrés, de neutraliser et de s'assurer, en ajoutant de l'empois, si oui ou non l'extrait a conservé intacte la propriété de saccharifier cet empois.

J'ai répété un certain nombre de fois cette expérience, et j'ai constaté la disparition du ferment diastasique. J'ai même ajouté dans quelques essais de petites quantités de salive, et celle-ci a perdu ses propriétés; en sorte que ce nouveau procédé de recherches confirme mon premier résultat. On doit donc supposer que la sécrétion digestive des poulpes renferme à la fois les deux ferments digestifs des matières protéiques. Un seul de ces ferments agit en temps ordinaire, c'est la trypsine. L'autre me paraît inutilisé.

Il faut également conclure des expériences qui précèdent, que l'acidité normale du suc digestif des céphalopodes que j'ai examinés est extrêmement faible, ou tout au moins insuffisante à déterminer l'action pepsique. C'est, en effet, ce qui est amplement démontré

par le fait que l'action diastasique de la sécrétion hépatique naturelle de ces animaux s'exerce tout entière.

C'est là la seule indication que je puisse donner sur le degré et la nature de l'acide libre de ce liquide; les divers essais auxquels je me suis livré pour le séparer n'ayant pas abouti.

Quant à l'inutilisation de l'un des deux ferments des matières protéiques, elle n'a rien qui doive surprendre, et l'on pourrait citer plus d'un fait analogue dans l'histoire des ferments. C'est ainsi que lorsqu'on fait fermenter du glucose ou du maltose avec de la levure de bière, celle-ci sécrète de l'invertine qui est sans objet; que le *Penicillium glaucum*, qui se développe dans un milieu artificiel non sucré renfermant du lactate de chaux sécrète de l'invertine qui lui est inutile.

On pouvait, au lieu de la diastase, prendre comme sujet d'études, ainsi que je l'ai dit en commençant, d'autres ferments solubles, tels par exemple que l'émulsine et la myrosine. L'étude que j'ai faite de la façon dont se conduisent ces ferments avec la pepsine en digestion n'ajouterait rien à ce qui précède. Je dirai cependant que ces deux ferments, comme celui que je viens d'étudier, sont digérés par la pepsine. Ils pourraient donc peut-être aussi servir de réactif de cette dernière matière fermentaire.

III. *Digestion des graisses.* — D'après Jousset de Bellesme, aucun des liquides fournis par les annexes glandulaires du tube digestif du poulpe n'est capable d'émulsionner les graisses, en sorte qu'il faudrait conclure que ces aliments ne sont pas digérés¹ par cet animal. Il est facile de s'assurer du contraire sur un poulpe en digestion, auquel on a donné comme aliment un *Carcinus maenas* ou un *Portunus puber*. Le foie de ces crustacés renferme des quantités notables d'une graisse qui se présente au microscope sous forme de globules énormes.

Si on examine les matières alimentaires qui sont dans le jabot du

¹ *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXVIII, 1879, p. 305.

poulpe, on voit que les globules de graisse n'ont encore rien perdu de leur grosseur. Au contraire, dans l'estomac ils sont d'une extrême petitesse. Dans les premières parties de l'intestin, ces petits globules sont déjà plus rares que dans l'estomac ; plus loin, ils ont disparu.

Cette seule observation démontre que l'émulsion des graisses se fait dans l'estomac, par conséquent sous l'influence des sucs digestifs qui exercent leur action dans cet organe, et que leur absorption s'effectue probablement en partie dans l'estomac et en partie dans les premières portions de l'intestin.

On verra plus loin que l'estomac ne fournit par lui-même aucune sécrétion. Il faut donc admettre que le liquide émulsif provient des organes hépato-pancréatiques. C'est là une observation et une déduction analogues à celles que Cl. Bernard a faites, lorsque, ayant remarqué que chez les lapins la graisse ne s'émulsionnait qu'à partir de l'endroit où débouche le canal pancréatique, il en avait conclu que la sécrétion émulsive était fournie par le pancréas¹.

Je n'ai pas fait de recherches à cet égard avec la sécrétion elle-même, ni avec une macération aqueuse du foie et du pancréas. Mais j'ai examiné l'action d'une solution du mélange de ferments digestifs précipités par l'alcool de la macération aqueuse de plusieurs foies de poulpes en digestion (voir p. 21) sur l'huile. Cette solution, même très peu concentrée (10 centigrammes pour 20 centimètres cubes d'eau distillée), mousse extrêmement par l'agitation. Si on l'additionne de 10 gouttes environ d'huile d'amandes douces et si on agite vivement, l'huile s'émulsionne au point de rester plusieurs heures en suspension dans le liquide, qui prend ainsi une apparence laiteuse. Si on ajoute de l'huile à de l'eau distillée et si on agite de la même manière, l'huile ne tarde pas, dès qu'on laisse reposer, à gagner la surface du liquide.

On se trouve donc amené par l'observation et par l'expérience

¹ *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 179.

non seulement à placer le siège de la digestion des matières grasses dans l'estomac, mais à attribuer cette digestion à la sécrétion hépatique.

Déjà Cl. Bernard avait constaté sur un calmar en digestion¹ que le liquide jaunâtre de l'intestin avait la propriété d'agir sur les graisses. Le liquide examiné par le célèbre physiologiste n'était autre chose qu'un mélange d'aliments digérés et de suc digestif venant de l'estomac.

Quelques observations que j'ai faites sur des seiches en digestion m'ont montré qu'il en était chez ces Céphalopodes² comme chez les poulpes.

Reste la question de savoir si, en même temps qu'elle est émulsionnée, la graisse est saponifiée, c'est-à-dire dédoublée en glycérine et acide. On sait que Cl. Bernard a beaucoup insisté sur la propriété saponifiante que posséderait le suc pancréatique et que M. Berthelot, lui ayant prêté son concours pour l'examen de cette question délicate, a constaté un dédoublement partiel de la graisse traitée par le suc pancréatique³. J'ajouterai que, d'après Hoppe-Seyler, le liquide sécrété par le foie de l'écrevisse dédouble les graisses en glycérines et acides gras⁴.

J'ai donc examiné la réaction du liquide émulsionné, au bout de vingt-quatre heures, et j'ai constaté au tournesol une réaction

¹ *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 489.

² Doit-on supposer avec Cl. Bernard qu'il y a là, présidant à l'émulsion des graisses, une sorte de ferment soluble émulsif? Il est probable, comme le pense Duclaux, et comme je l'ai déjà fait remarquer ailleurs (*Revue scientifique. Les phénomènes de la digestion chez les animaux invertébrés*, 3^e série, t. V, 1883, p. 791), que le pouvoir émulsif tient à certaines propriétés physiques du liquide émulsif, propriétés dont l'une que possède précisément à un haut degré la solution que j'ai essayée, est de devenir mousseuse par l'agitation. Il n'y a rien dans le phénomène de l'émulsion de comparable aux effets des ferments solubles. Ainsi, l'émulsion est complète dès les premiers moments, tandis que l'action des ferments solubles (diastase, invertine, émulsine, etc.) est lente et graduelle. Voir d'ailleurs Duclaux, *Digestion des matières grasses (Répertoire de pharmacie*, t. X, 1882, p. 309).

³ Cl. BERNARD, *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 263.

⁴ Cité par Plateau, *Aranéides dipneumones*, p. 104.

acide très faible, qu'on ne pouvait pas distinguer de celle que donnait la graisse laissée en contact avec de l'eau pure, pendant le même temps.

Doit-on conclure de là que la digestion des graisses chez les Céphalopodes est imparfaite, par cette raison que si leur suc digestif les émulsionne, il ne les saponifie pas ?

Je ferai remarquer que Plateau, dans ses recherches sur la digestion des Aranéides dipneumones, n'a pu, chez la glande abdominale de l'*Epeira diadema* en particulier, constater, d'une manière nette, la saponification des graisses, alors que cette glande, broyée avec de l'eau, donnait cependant avec l'huile d'olive une émulsion parfaite et très persistante.

Il est vraisemblable que cette saponification n'est qu'un phénomène très secondaire dans la digestion des graisses. Cl. Bernard a lui-même remarqué que la graisse qu'on retrouve dans le chyle a subi une modification physique, mais n'a pas éprouvé d'altération chimique. On l'y voit à l'état de grande division; mais on n'y trouve ni glycérine ni acide gras². La même remarque a été faite par Brücke³.

Au reste, il est un point dont Cl. Bernard et Berthelot n'ont pas tenu compte dans leur fermentation *in vitro*, c'est de l'intervention des Schizophytes. Comme je l'ai dit déjà, le suc pancréatique ne peut rester quelques heures à l'air sans être peuplé de microbes qui donnent naissance à des fermentations acides. Et ces fermentations, surtout si on emploie une proportion considérable de suc, suffisent pour amener une réaction notablement acide⁴.

¹ *Aranéides dipneumones*, p. 111.

² *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 320.

³ Cité par Gorup Besanez, *Chim. physiol.*, t. I, p. 717.

⁴ Duclaux, *Microbiologie*, p. 154.

VI

LE FOIE DES CÉPHALOPODES EST-IL UN FOIE ?

SA COMPOSITION CHIMIQUE.

La variété des aliments sur lesquels agit la sécrétion du foie des Céphalopodes (hydrates de carbone, matières protéiques, matières grasses) fait de cet organe une glande digestive par excellence. Mais lorsqu'on a constaté toutes ces propriétés digestives qui sont si analogues à celles du pancréas des animaux supérieurs, on n'a pas résolu encore la question de savoir si ce prétendu foie est seulement une glande digestive. Ce foie pourrait, en effet, remplir, outre ses fonctions digestives, le rôle d'un foie proprement dit.

Une telle supposition a déjà été faite, il y a longtemps, par Weber¹, relativement au foie de la carpe. D'après Weber, chez ce poisson, le foie remplit en même temps les fonctions d'un pancréas, « d'abord parce qu'il est pourvu d'une double série de canaux évacuateurs, les uns conduisant de la bile, les autres un suc qui en diffère, ensuite parce que, par sa couleur, sa forme, ses rapports avec le canal intestinal et sa division en lobules, il présente plus d'analogie avec un pancréas qu'avec un foie ». Cl. Bernard a combattu cette manière de voir, mais seulement en tant qu'elle suppose que le même tissu organique pourrait avoir des fonctions fort différentes². Ce physiologiste réservait en quelque sorte son opinion pour le cas où les deux tissus du foie et du pancréas, confondus en une seule masse, seraient cependant distincts histologiquement.

On sait que les recherches de Legouis ont montré que la distinc-

¹ Cité par Krukenberg dans *Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung*, p. 68. Ueber die Leber von *Cyprinus carpio* die zugleich die Stelle des Pankreas zu vertreten scheint (*Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Jahg., 1827, s. 294, 299).

² *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 485.

tion histologique existe en réalité, de sorte que la conception de Weber doit être acceptée sans réserve ¹.

Il reste donc à voir si, au point de vue physiologique, le foie des Céphalopodes est véritablement un foie. Ici, on n'a qu'une seule série de canaux évacuateurs, ce qui indiquerait, à supposer que le foie soit un *hépatopancréas*, que la fusion des deux organes est encore plus intime que chez le *Cyprinus carpio*.

Le foie des animaux supérieurs remplit deux fonctions distinctes. Il est le siège de la principale formation de glycogène, et il est l'organe sécréteur de la bile, c'est-à-dire d'un liquide caractérisé chimiquement par la présence : 1° de mucine ; 2° de cholestérine ; 3° de pigments biliaires ; 4° d'acides biliaires combinés avec les alcalis ; 5° de plusieurs autres composés moins importants. Pour ce qui est des fonctions physiologiques de la bile, elles ne sont pas encore connues d'une façon précise et ne peuvent entrer, par conséquent, en ligne de compte.

Il y a donc seulement à rechercher présentement si le foie des Céphalopodes renferme du glycogène, et s'il sécrète des produits biliaires.

Mais avant d'aborder cette question, je dirai tout d'abord quelques mots d'une propriété que Cl. Bernard considérait comme particulière au tissu pancréatique ². D'après ce physiologiste, si on abandonne un morceau de pancréas en macération dans l'eau jusqu'à production de mauvaise odeur, si ensuite on traite la matière, soit par de l'eau de chlore, soit par de l'acide azotique, soit encore par un mélange de 2 parties d'acide sulfurique pour 1 partie d'acide azotique, on obtient une coloration rouge vineuse.

Appliquant cette donnée à l'examen des sucs digestifs de quelques invertébrés, il a trouvé que le liquide intestinal du calmar, par

¹ *Recherches sur les tubes de Weber et sur le pancréas des poissons osseux*, par le P. Legouis (*Ann. des sc. nat. de zool.*, 5^e série, t. XVII, p. 31, 1872-73).

² *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 362, 366, etc.

exemple, donnait, une fois altéré, cette coloration rouge avec le chlore, et il en conclut que le pancréas pourrait exister en cellules sur les parois de l'intestin.

Cette réaction n'est malheureusement pas caractéristique du pancréas. Cl. Bernard lui-même a reconnu que le tissu du foie, de la rate, des glandes lymphatiques chez les animaux supérieurs la donnent aussi bien que le pancréas ¹. Le sang très altéré, la fibrine en putréfaction donnent également lieu à cette coloration ².

En réalité, il est vraisemblable que cette coloration, que j'ai obtenue également quelquefois en abandonnant trois ou quatre jours du foie de poulpe ou de seiche à la putréfaction, et faisant l'essai avec les précautions recommandées par Cl. Bernard ³, est déterminée par le même composé que celui qui, dans une digestion pancréatique ordinaire, effectuée à l'air, sans addition de substances anti-putrides, donne naissance à une coloration analogue, c'est-à-dire par la naphtylamine. Nous savons ⁴ que ce corps est produit par l'action des bactéries de la putréfaction sur certaines matières albuminoïdes, et non par la digestion elle-même.

La réaction de Cl. Bernard ne peut être invoquée pour affirmer ou pour nier qu'une glande ou qu'une sécrétion est pancréatique : elle indique simplement qu'une matière albuminoïde qui se trouve dans des organes ou des produits organiques très divers a subi une putréfaction bactérienne.

Recherche du glycogène dans le foie. — J'ai déjà eu occasion de parler de cette recherche (page 4). Pendant mon premier séjour à Roscoff, j'ai, à plusieurs reprises, cherché à extraire du glycogène du foie de poulpe. Pour cela, des foies de poulpe furent traités par de l'eau

¹ *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 371.

² *Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathologiques des liquides de l'organisme*, t. II, p. 384.

³ *Leçons de physiologie expérimentale*, p. 366 et suiv.

⁴ Voir p. 74.

bouillante; le bouillon ainsi obtenu fut additionné de noir animal et jeté sur un filtre, et le liquide filtré, mélangé à de l'alcool à 90 degrés. J'obtins ainsi un précipité insignifiant, composé entièrement de matières albuminoïdes sans trace de glycogène.

On pouvait avoir recours à un autre procédé. La diastase qui se trouve dans le foie des Céphalopodes ayant la propriété de saccharifier le glycogène, s'il eût existé une proportion quelconque de cet hydrate de carbone dans l'organe en question, une simple trituration devait amener le contact du ferment et du glycogène, et, partant, déterminer la transformation de ce dernier en sucre.

En conséquence, plusieurs foies furent triturés et abandonnés pendant une demi-heure, après quoi ils furent épuisés par l'alcool à 90 degrés. La solution alcoolique fut distillée, et le résidu repris par l'eau. Dans la solution aqueuse, je recherchai le sucre, soit par la liqueur de Fehling, après décoloration par le sous-acétate de plomb et précipitation du plomb en excès par l'hydrogène sulfuré, soit par fermentation à la levure de bière.

Tous ces essais conduisirent à des résultats négatifs, en sorte que je dus conclure à la non-existence — du moins dans certaines circonstances — du glycogène dans le foie des Céphalopodes ¹.

L'année suivante, je suis revenu sur cette même question de la recherche du glycogène et avec des animaux placés dans de bonnes conditions de nourriture et de milieu. En ayant recours au même procédé, c'est-à-dire à celui de C. Bernard, j'ai pu séparer une petite quantité de glycogène.

Bien que la liqueur eût été décolorée à deux reprises par le noir animal, le précipité obtenu par précipitation avec l'alcool était brunâtre. Pour le purifier, on le fit dissoudre dans une petite quantité d'eau. La solution aqueuse, additionnée de quelques grammes de potasse caustique, fut portée à l'ébullition, pendant quelques minutes, afin de déterminer la destruction des matières albuminoïdes

¹ *Archives de zoologie expérimentale*, 1882, p. 419.

souillant le produit. La solution, après neutralisation par l'acide acétique, fut de nouveau précipitée par l'alcool à 92 degrés.

Dans cette seule manipulation, la quantité de produits a diminué d'une façon frappante, à ce point que le nouveau précipité représentait à peine le cinquième du précipité primitif. Il était plus blanc que ce dernier, quoique encore un peu jaunâtre.

Pour en étudier les propriétés, on procéda de la façon suivante : la totalité de la matière, représentant un peu plus de 20 centigrammes, est dissoute dans 50 centimètres cubes d'eau :

1° A une petite quantité de la solution, on ajoute de l'eau iodée ; il ne se fait pas de coloration sensible ;

2° Dix centimètres cubes du liquide restant sont additionnés de salive filtrée et abandonnés à la température de 30 degrés pendant douze heures. Au bout de ce temps, la liqueur réduit l'oxyde de cuivre ;

3° Le reste du produit est additionné d'acide sulfurique et maintenu à la température de l'ébullition pendant une demi-heure. Après refroidissement, l'examen du liquide montre qu'il s'est formé du sucre.

Le produit obtenu est donc certainement une matière glycogène. Si l'eau iodée ne donne pas de coloration, cela tient sans doute à la trop faible proportion de matière.

Recherche de la mucine. — Le foie coupé en petits morceaux est soumis à l'ébullition dans l'eau. Après quelques minutes on filtre, le liquide filtré est additionné d'acide acétique. Il se fait un précipité. C'est là un caractère de la mucine.

On laisse déposer, on décante, et comme la mucine a la propriété de se dissoudre dans l'eau de chaux, on ajoute au précipité de ce réactif ; le précipité se dissout. Le précipité est donc de la mucine.

Recherche des produits biliaires. — D'après Krukenberg et d'après Frédéricq, le foie des Céphalopodes ne renferme ni acides biliaires,

ni matières colorantes de la bile. Mes recherches sur ce point sont absolument confirmatives de celles de ces deux physiologistes. Je n'ai pu obtenir ni la réaction de Pettenkofer caractéristique des acides biliaires, ni celle de Gmelin par laquelle on reconnaît la présence des matières colorantes.

Relativement à ces dernières, le fait n'aurait rien d'étonnant, si l'on s'en rapporte à l'opinion d'Hoppe-Seyler, d'après laquelle ces matières sont des produits de transformation directe de l'hémoglobine ou des produits d'oxydation plus avancés de ce composé ¹. L'hémoglobine n'existant pas dans le sang des Céphalopodes, il n'est que logique de ne pas rencontrer, dans les organes de ces animaux, les produits de décomposition de ce corps ².

L'absence de matières colorantes n'a d'ailleurs aucune importance dans la question actuelle. Si l'on accorde au foie des animaux supérieurs, entre autres fonctions, celle d'excréter les produits de décomposition des matières colorantes du sang, produits qui sont, comme je viens de le dire, les matières colorantes de la bile, il est logique que le foie des Céphalopodes ne possède pas cette fonction, puisque leur sang n'est pas coloré par les mêmes matières ; ou bien il la possède sous une autre forme, qui serait : excrétion de produits de décomposition d'une matière jouant chez eux le même rôle que l'hémoglobine chez les animaux supérieurs.

Lorsqu'on abandonne pendant quelques heures une goutte ou deux de la sécrétion hépatique normale du foie du poulpe ou de la seiche sur une lame de verre, on constate qu'il se forme pendant la dessiccation un produit nettement cristallisé en petites aiguilles,

¹ Cité par Gorup-Besanez, *Chimie physiologique*, trad. française, de Schlagdenhauffen, t. 1^{er}, p. 289, 290.

² Dans ces derniers temps, différents observateurs, Nawrocki, Ray-Lankester, Moseley, auraient établi la présence de petites quantités d'hémoglobine chez des types très variés d'invertébrés. Voir KRUKENBERG, *Unters. aus dem Physiol. Inst. der Univ. Heidelberg*, t. II, p. 20.

groupées en étoile ou en double éventail. J'en ai induit que le foie devait renfermer divers composés cristallisés.

Pour m'en assurer, j'ai soumis un certain nombre de foies de poulpe (8) à un traitement méthodique, au moyen duquel j'ai pu effectuer une séparation convenable de diverses substances.

Les foies écrasés sont placés dans environ 10 volumes d'alcool à 90 degrés. Au bout de quinze jours, on sépare par décantation le liquide alcoolique. On délaye la matière solide dans 1 litre de nouvel alcool, on laisse un jour en contact et on jette sur un filtre. On lave avec de l'alcool à 75 degrés. On réunit toutes les liqueurs alcooliques et on distille pour enlever l'alcool.

Le résidu est desséché au bain-marie et repris à froid par l'alcool à 90 degrés. On obtient un liquide alcoolique *A* et un résidu *B* pour la plus grande partie soluble dans l'eau.

La solution alcoolique *A* est évaporée, le résidu est traité par l'éther qui dissout un produit qui est une matière grasse jouissant des propriétés suivantes : elle est liquide à la température ordinaire, mais sa consistance est plutôt sirupeuse. Elle est soluble dans l'alcool à 90 degrés, dans l'éther et dans le sulfure de carbone. Cette solubilité dans l'alcool en fait une matière grasse particulière, les graisses étant en général peu solubles dans ce véhicule. Je reviendrai plus loin sur sa composition.

La partie que l'éther n'a pas dissoute, et le résidu *B* étant rassemblés, on lave à l'alcool absolu pour enlever les dernières traces de matière grasse, puis on traite par de l'alcool à 90 degrés bouillant. On filtre à chaud dans un vase de Bohême.

Par refroidissement et évaporation spontanée, il se dépose de volumineux cristaux allongés s'attachant aux parois du vase. Je ne les ai pas déterminés.

Le produit qui n'a pas été dissous dans ces conditions est traité par l'eau. On additionne la solution d'acétate basique de plomb jusqu'à ce que celui-ci cesse de précipiter et on filtre pour séparer le précipité plombique. On élimine le plomb du liquide filtré par un

•

courant d'hydrogène sulfuré et on évapore à consistance sirupeuse. On laisse reposer. Au bout de deux à trois semaines, la matière s'est prise en un mélange de cristaux qu'il est indispensable de séparer.

On traite le produit par de l'alcool à 60 degrés bouillant. La solution alcoolique évaporée convenablement laisse déposer des cristaux disposés en couches plus ou moins concentriques. Ce sont des cristaux de *leucine* (voir pl. III, fig. 2).

La partie que n'a pas dissoute l'alcool est traitée par l'eau bouillante, et la solution étant abandonnée à la cristallisation, il se dépose des cristaux aiguillés qui sont de la *tyrosine* (voir pl. II, fig. 2).

Les cristaux de leucine et de tyrosine, ainsi obtenus, sont mélangés à quelques espèces de cristaux différentes, mais que je n'ai pu songer à étudier parce qu'ils étaient en trop faibles proportions.

Quoi qu'il en soit, dans ces différentes manipulations, je n'ai jamais rencontré de cholestérine.

Examen de la matière grasse. — Pour saponifier cette matière, c'est-à-dire pour la décomposer en glycérine et en acides gras, on la dissout dans une solution alcoolique de potasse caustique. On met dans une capsule et l'on chauffe au bain-marie jusqu'à évaporation totale de l'alcool.

La saponification n'est pas complète. On traite par l'eau qui dissout les sels de potasse et la glycérine formés, laissant indissoute la matière grasse non saponifiée. On met le tout dans un flacon à l'émeri et on ajoute de l'éther. On agite, la matière grasse qui a résisté à la saponification passe en dissolution dans l'éther; on décante cette solution éthérée et on la laisse s'évaporer spontanément. On a donc un produit soluble dans l'éther *A* et des composés salins en dissolution dans le liquide aqueux *B*, que surmontait la couche éthérée.

A. La solution éthérée évaporée laisse un produit légèrement verdâtre, composé de cristaux et d'une matière grasse huileuse. Les cristaux sont des cristaux de stéarine (voir pl. I, fig. 1 et 2). Je m'en

suis assuré en achevant la saponification par la potasse alcoolique, on obtient des sels gras de potasse dont on sépare facilement de l'acide stéarique solide caractérisé par son apparence microscopique.

Quant à la solution aqueuse *B* des sels de potasse, on les évapore à sec, et on dissout le résidu dans l'alcool à 90 degrés. On traite par de l'acide sulfurique, qui met en liberté les acides gras, en faisant avec la potasse un sulfate qui se précipite. En somme, il n'y a plus en dissolution dans l'alcool que les acides gras, l'acide sulfurique en excès et la glycérine. On filtre après un repos de quarante-huit heures, on étend la solution de cinq ou six fois son volume d'eau distillée et l'on ajoute de l'eau de baryte en excès, après quoi l'on fait passer un courant d'acide carbonique qui précipite cet excès. En maintenant quelque temps au bain-marie, l'alcool s'évapore, et il ne reste plus qu'un liquide aqueux tenant en solution la glycérine et les sels de baryte solubles, et en suspension le sulfate de baryte et les sels de baryte insolubles dans l'eau. Le précipité est séparé par filtration, mis en suspension dans l'eau et traité par de l'acide sulfurique qui met en liberté une masse d'acides gras insolubles presque entièrement composée d'acide margarique (voir pl. II, fig. 1), qu'on peut obtenir par un artifice en groupes isolés¹.

La partie soluble est évaporée à siccité. Le résidu est repris par l'alcool absolu froid qui enlève la glycérine et quelques composés barytiques solubles dans ce véhicule, composés dont l'acide est volatil, tandis qu'il reste un produit très soluble dans l'eau, très facilement réductible en cristaux de deux formes. Quant aux acides volatils, je

¹ L'artifice auquel j'ai eu recours après beaucoup de tâtonnements est différent, suivant que le produit est un acide gras ou un corps soluble dans l'eau. Dans le premier cas, en additionnant la solution éthérée de quelques gouttes d'huile d'amandes et laissant évaporer spontanément, on obtient, en mettant sous une lamelle une goutte du produit alors que le dissolvant est presque entièrement évaporé, des cristaux très nets de la matière. Le peu d'huile ajoutée retarde la cristallisation et les cristaux se forment isolément en différents points de la préparation. Ces cristaux peuvent ainsi être photographiés. On retarde de même la cristallisation de plusieurs composés solubles dans l'eau par addition de quelques gouttes de glycérine.

les ai séparés, par distillation, en présence de l'acide sulfurique. L'odeur du produit distillé rappelait l'odeur de l'acide valérianique. J'ai saturé ce produit avec de l'eau de baryte et abandonné la solution à l'évaporation spontanée. Il s'est formé des cristaux que je crois devoir considérer comme des cristaux de valérianate de baryte (pl. III, fig. 4).

Ainsi l'on voit, d'après ce qui précède, que le foie des Céphalopodes sécrète de la diastase, de la pepsine et de la trypsine. A lui seul, il fournit tous les ferments digestifs qui, chez l'homme, par exemple, sont produits par les glandes salivaires, l'estomac et le pancréas. Comme le foie des animaux supérieurs, il renferme du glycogène, de la mucine, une matière grasse en fortes proportions¹. En revanche, il ne contient ni acides biliaires, ni pigments biliaires, mais au contraire de notables quantités de leucine et de tyrosine, produits qu'on extrait facilement du pancréas des animaux supérieurs.

Au point de vue physiologique, ce n'est donc ni un foie ni un pancréas; c'est, si l'on ne tient pas compte de l'absence d'acides et de pigments biliaires, un organe remplissant les fonctions du foie et du pancréas des vertébrés, et qui pourrait même remplir les fonctions de leur estomac, puisqu'il sécrète le ferment pepsique.

C'est là un fait difficile à concilier avec la doctrine professée par Claude Bernard relativement aux glandes digestives. « Malgré les modifications que les fonctions et les organes digestifs éprouvent dans la série des animaux, dit-il², on doit toujours retrouver les mêmes liquides doués d'action déterminée, sécrétés par des organes physiologiquement identiques, et ne pouvant être suppléés par aucun autre. Je pense et je professe depuis longtemps que, dans les sécrétions proprement dites, le produit caractéristique et actif de la sécrétion doit être considéré comme créé sur place dans la glande par une véritable évolution morphologique. Cette évolution organique est tout à fait spéciale à un organe déterminé et ne saurait

¹ Le glycéride qui en forme la plus grande partie est la margarine.

² *Leçons de physiologie expérimentale*, t. II, p. 463.

être accomplie par aucun autre. Si l'organe manque, la fonction qu'il accomplissait manque également. » Chez le Céphalopode, l'un des organes glandulaires annexés au tube digestif des vertébrés manque certainement, puisqu'il n'y en a qu'un, et celui-ci cependant remplit des fonctions multiples.

La doctrine de la spécialisation exclusive de l'organe glandulaire sécréteur, telle que l'entendait Claude Bernard, ne serait ici justifiée que si le foie des Céphalopodes se composait d'une triple série d'éléments histologiques différents, l'une des séries représentant le foie, la deuxième le pancréas et la troisième la muqueuse de l'estomac. Dans la carpe, les tissus du foie et du pancréas sont mêlés. On voit le tissu pancréatique pénétrer à travers la substance du foie « comme les racines d'un arbre pénétrant dans le sol »¹. Ici rien de semblable anatomiquement. S'il y a réunion dans le foie du Céphalopode d'éléments hépatiques, d'éléments pancréatiques et d'éléments pepsinogènes, cette réunion est plus intime, car l'examen macroscopique le plus attentif ne révèle aucune distinction. Il faut chercher une distinction plus profonde, comparable à celle qu'on a cru avoir trouvée lorsqu'on a dit que le foie des animaux supérieurs était constitué par des cellules hépatiques (chargées de sécréter le liquide biliaire proprement dit) et par des cellules glycogéniques.

Dans un travail récent², Barfurth prétend avoir observé dans le foie des Arion, des Hélix et des Limax, trois sortes de cellules : des cellules à ferment, des cellules hépatiques et des cellules remplies de granules incolores en grande partie composés de carbonate de chaux uni à une matière organique.

Vigelius, de son côté, suppose que le foie des Céphalopodes, et en particulier celui de l'Élédone, renferme des cellules histologique-

¹ LEGOUIS, mémoire cité. *Annales des sciences naturelles*, 5^e série, Zoologie, t. XVII p. 28. — Voir également, sur l'association hépato-pancréatique pour la grenouille, MILNE-EDWARDS, *Leçons de physiologie et d'anatomie*, t. VI, p. 513, et pour le *Lo. phyomis*, Alph. MILNE-EDWARDS, *Annales du Muséum*, 1867.

² *Zool. Anzeiger*, t. III, p. 499.

ment différentes, sans rien affirmer cependant de précis à cet égard ¹.

Quant à Ch. Livon ², il a décrit le foie du poulpe comme un organe glandulaire à éléments histologiques très uniformes. Il y a donc encore à faire un nouvel examen de cette question; et cet examen ajoutera certainement beaucoup à l'intérêt que présentent les particularités aujourd'hui connues de la digestion chez les Céphalopodes.

VII

MÉCANISME DE LA DIGESTION; CONCLUSIONS.

Maintenant qu'on connaît l'importance chimique des sécrétions digestives chez les Céphalopodes, on peut examiner dans son ensemble le mécanisme même de la digestion.

Les aliments pénètrent dans la bouche, de là dans l'œsophage, puis directement dans l'estomac. Durant ce premier trajet, ils ne rencontrent de sécrétions digestives que dans la bouche et on a vu que cette sécrétion, comme la sécrétion salivaire de beaucoup d'animaux supérieurs, n'est douée d'aucune propriété fermentaire.

Il y a une particularité chez les Octopodes; les aliments, avant d'arriver dans l'estomac, traversent une sorte de dilatation de l'œsophage qu'on a appelée *jabot*. Je ne pense pas que les aliments doivent y séjourner nécessairement; je crois plutôt que cet organe est une sorte de trop-plein qui ne fonctionne comme réservoir que lorsque l'estomac est rempli ou à peu près. Je n'ai jamais trouvé chez les poulpes, à quelque moment de la digestion que je les aie examinés, des aliments dans le jabot, l'estomac étant vide. Chaque fois, au contraire, qu'il y avait quelque matière dans le jabot, l'es-

¹ Ouvrage cité, p. 22.

² Ch. LIVON, *Structure des organes digestifs des poulpes* (*Journal de l'anatomie et de la physiologie normale et pathologique de Robin*, 1881, p. 97).

tomac était rempli ou à peu près. Cuvier ¹ a décrit les parois du jabot des poulpes comme sensiblement glanduleuses. Ch. Li-von ², au contraire, n'a trouvé aucun vestige de glandes, et mes recherches confirment l'assertion de ce dernier observateur.

L'estomac est un réservoir musculeux analogue au gésier des oiseaux et garni sur les côtés de deux muscles puissants qui déterminent, pendant la digestion, des contractions et des dilatations de l'organe que j'ai vues se continuer chez l'estomac d'un poulpe en digestion une demi-heure après enlèvement de tout l'appareil digestif. Il est recouvert intérieurement d'une cuticule très épaisse ne présentant pas la moindre solution de continuité; et dans ses parois il n'y a pas d'éléments glandulaires. En maintenant dans de l'alcool au tiers un tube digestif de poulpe pendant vingt-quatre heures, on peut, avec précaution, enlever la cuticule tout d'une pièce. On constate qu'elle ne se prolonge pas vers l'intestin; mais qu'elle se prolonge, au contraire, vers l'œsophage jusque dans le jabot lui-même où elle devient très fine. Dans le jabot, la cuticule est aussi sans solution de continuité, ce qui est confirmatif de la non-existence de glandes dans cet organe.

Duvernoy ³ et Cuvier ⁴ pensaient que les aliments se rendent de l'estomac dans le cæcum spiral pour y être digérés. Telle n'est pas l'opinion de Paul Bert ⁵, qui affirme que, chez les seiches, les aliments ne pénètrent jamais dans l'intestin spiral, et c'est sa manière de voir qui doit être acceptée. On ne rencontre jamais d'aliments dans le cæcum d'un Céphalopode frais, et on peut s'assurer facilement *de visu* qu'ils restent dans l'estomac pendant la digestion. Il suffit pour cela de fendre en long, dans son milieu, la paroi postérieure du manteau d'un poulpe en vie et en digestion, de manière

¹ *Anatomie comparée*, édition belge, t. II, p. 440.

² Mémoire cité.

³ *Anatomie comparée de Cuvier*, édition belge, t. II, p. 441.

⁴ CUVIER, *Mémoires sur les Céphalopodes*, p. 29.

⁵ PAUL BERT, *Comptes rendus*, t. LXV, 1867, p. 300.

à dégager l'estomac et les parties du tube digestif qui en sont voisines. Si l'estomac est plein, les contractions qui sont fréquentes et très puissantes refoulent le chyme vers le jabot ; jamais il n'en entre dans le cæcum. Si, empêchant par la pression le mouvement du chyme vers le jabot, on comprime l'estomac avec précaution, les aliments passent dans l'intestin.

On peut même pousser l'examen plus loin. En effet, si dans le tube digestif d'un poulpe à jeun, et à l'instant où l'on vient de le sacrifier, on pousse une injection d'eau par l'œsophage, le liquide commence par remplir le jabot et l'estomac, puis il s'en va dans l'intestin, sans pénétrer dans le cæcum. Si l'on pousse l'injection par le cæcum, le liquide entre dans l'estomac, puis remonte vers l'œsophage. Ce n'est que si on lie celui-ci, et si l'on pousse davantage, que l'injection passe dans l'intestin.

Ce sont là des expériences que j'ai répétées sur la seiche et l'élédone avec le même succès.

J'en ai conclu qu'il devait y avoir chez les Céphalopodes une disposition anatomique spéciale s'opposant au passage des matières de l'estomac dans le cæcum, et permettant, au contraire, le passage inverse. Mais je n'ai vraiment compris cette disposition qu'après un examen attentif de ces divers organes chez le calmar. Le cæcum spiral de ce Céphalopode est muni à son ouverture d'une valvule en forme de disque, véritable soupape qui peut s'ouvrir au dehors du cæcum, allant s'appliquer sur l'ouverture de l'intestin et empêchant ainsi le liquide, venant du cæcum spiral et se rendant dans l'estomac, d'aller dans l'intestin.

D'autre part, en s'appliquant sur l'ouverture du cæcum, ce qui est son état habituel, elle laisse libre la communication entre l'estomac et l'intestin, mais empêche les aliments de pénétrer dans le cæcum ¹.

¹ Cuvier pensait que cette soupape avait seulement pour fonction d'empêcher les substances alimentaires de passer immédiatement du gésier dans l'intestin (*Anatomie comparée*, édition belge, t. II, p. 441).

Chez le poulpe et l'élédone, cette disposition anatomique est moins apparente, on ne voit pas de lame de tissu discoïde fonctionnant comme soupape, mais des replis qui peuvent et doivent en tenir lieu. La disposition de ces replis est telle qu'il y a un passage facile pour le liquide renfermé dans le cæcum et allant vers l'estomac, au lieu que le contraire est impossible. Toutefois, il me paraît vraisemblable, en raison de ce fait, qu'un des sillons formés par ces replis se prolonge vers l'intestin, qu'une partie du liquide cæcal peut pénétrer dans ce dernier organe.

Ainsi donc la digestion se fait tout entière dans l'estomac et par l'intermédiaire du liquide digestif arrivant du cæcum. Mais le cæcum, qui est cependant composé de lames à épithélium vibratile, ne produit pas par lui-même de liquide doué de propriétés fermentaires. Le véritable liquide digestif qui, au moment de la digestion, y arrive en abondance, est sécrété par le foie et le pancréas.

Il est absolument certain que, pendant la digestion, ce liquide est incolore ou à peine ambré, et qu'il ne renferme en ce moment aucun débris cellulaire. Les auteurs qui l'ont décrit comme un liquide brun l'ont décrit tel qu'il est après la digestion ¹.

Chez tous les Céphalopodes à jeun, en effet, les canaux hépatiques sont pleins d'un liquide brun, rempli de débris de cellules. Vigelius ² a insisté, dans son travail sur le pancréas des Céphalopodes, sur la dégénérescence des éléments glandulaires de cet organe. Les cellules glandulaires naissent, se développent, puis se détruisent, et les débris des membranes déchirées formant des amas assez considérables sont entraînés. Il se passe certainement un phénomène analogue pour le foie, et la bile brune n'est que le résidu de la destruction des cellules du foie ³.

¹ KRUKENBERG, mémoire déjà cité, *Untersuch.*, etc., de Kühne, t. II, 1878, p. 1 et 2.

² VIGELIUS, mémoire cité, p. 9 et 10.

³ Il y aurait là encore une différence entre le foie des Céphalopodes et celui des animaux supérieurs, puisque dans la bile (*Frey-Histologie*, p. 425) il y a absence complète de cellules du foie.

Cl. Bernard ¹ a constaté un changement analogue dans la couleur et les propriétés de la bile chez le *Limax flava*. Il a remarqué qu'à la fin de la digestion le liquide biliaire, qui était auparavant incolore, devient coloré, noirâtre, et que cette bile noire, sécrétée en dernier lieu, ne paraît pas être absorbée sensiblement et séjourne dans l'intestin.

C'est absolument ce qu'on remarque chez les Céphalopodes, et l'on peut croire que ce fait est général chez les Mollusques ².

Mais Cl. Bernard a donné du phénomène une interprétation particulière ³. Il pense que la bile brune est la bile active, qu'elle s'accumule dans l'estomac et l'intestin quand l'animal est à jeun (l'estomac jouant ainsi le rôle de vésicule biliaire), de telle sorte que la bile qui sert dans une digestion a toujours été sécrétée à la fin de la digestion précédente. Quant à la bile incolore qui descend dans l'estomac au moment de la digestion, ce serait un liquide sucré représentant une solution du sucre formé par le foie. Les deux fonctions du foie, c'est-à-dire la fonction biliaire et la fonction glycogénique, s'exerceraient ainsi non pas simultanément, mais à des moments différents.

Sans manquer à la mémoire du célèbre physiologiste, il est permis de penser que cette interprétation a eu peut-être pour origine ses préoccupations relatives à la fonction glycogénique qu'il venait de découvrir. J'ai recherché le sucre dans la sécrétion même du foie du poulpe, et je n'en ai pas trouvé. J'en ai trouvé, au contraire, dans l'estomac pendant la digestion. Celui-ci résultait de la saccharification du glycogène renfermé dans les aliments absorbés par l'animal, et ne provenait pas du foie.

Les aliments digérés passent dans l'intestin pour y être absorbés. Il est possible, comme je l'ai dit, que la digestion se continue encore

¹ *Recherches sur une nouvelle fonction du foie* (Annales des sciences naturelles, Zoologie, 3^e série, t. XIX, p. 331, 335.)

² Le foie se présente, en effet, dans chaque espèce de cet embranchement avec les mêmes connexions, et il ne paraît subir d'une espèce à l'autre aucune transformation fonctionnelle.

³ *Leçons de physiologie expérimentale*, t. I, 3^e tirage, p. 101.

dans l'intestin à l'aide du liquide hépato-pancréatique provenant du cæcum ; mais je ne crois pas qu'il y ait une digestion intestinale proprement dite. L'examen physiologique de la paroi intestinale n'a révélé aucune action digestive sur les matières sucrées. Quant à l'examen histologique, il montre que la couche épithéliale est formée de cellules cylindro-coniques à plateau garni de cils vibratiles, et, surtout dans la partie la plus rapprochée de l'estomac, de cellules en forme de bouteilles à goulot très étroit, surmonté d'une sorte de petite cupule. Ces dernières cellules sont peut-être des glandes unicellulaires, comme le supposait Leydig¹. En tout cas, cette couche épithéliale repose immédiatement sur le tissu conjonctif, et il n'y a pas d'autres vestiges de glandes. Il n'y a donc rien là de comparable aux différentes glandes qu'on a distinguées dans l'intestin grêle des animaux supérieurs, et en particulier aux glandes de Peyer, auxquelles, d'après H. Brown et Héron², on doit surtout rapporter chez ces animaux le dédoublement du saccharose et celui du maltose.

Conclusions. — Parmi les organes glanduleux appartenant au système digestif des Céphalopodes, deux seulement secrètent un liquide doué de propriétés chimiques digestives : ce sont le foie et l'organe qu'on a appelé *pancréas*. Les glandes salivaires, l'intestin spiral, la paroi de l'intestin ne jouissent à cet égard d'aucune propriété.

Le liquide sécrété par le foie renferme : 1° de la diastase qui digère l'amidon hydraté et le glycogène ; 2° de la trypsine ; 3° de la pepsine. Le liquide sécrété par le pancréas renferme de la diastase.

La diastase sécrétée par ces deux glandes est identique à celle de la salive des animaux supérieurs et à celle du malt. Ces trois diastases exercent une action fermentaire sur les mêmes hydrates de carbone (amidon, dextrine, glycogène), et cette action est la même pour chacun de ces composés.

¹ *Histologie comparée*, p. 381.

² *Ueber die hydrolytischen Wirkungen der Pankreas und des Dünndarms* (*Ann. Chem. Pharm.*, t. CCIV, p. 228, 251). Seul le résumé du *Jahresberichte* d'Hoffmann, t. IX, 1880, p. 223, a été consulté.

Chez les Céphalopodes que j'ai examinés, la trypsine est seule ordinairement utilisée pour la digestion des matières protéiques, qui est en tous points une digestion analogue à la digestion pancréatique des animaux supérieurs. Cette digestion se fait dans un milieu légèrement acide.

La pepsine n'est pas utilisée.

La digestion chez les Céphalopodes (hydrates de carbone, matières protéiques et matières grasses) se fait tout entière dans l'estomac, par l'intermédiaire du liquide sécrété par le foie et par le pancréas. Les aliments ne passent pas dans le cæcum intestinal : une disposition anatomique spéciale s'y oppose.

Le mélange des liquides sécrétés par le foie et le pancréas se présente sous deux apparences. Il est à peu près incolore et très actif pendant la digestion ; il est brun, rempli de débris de cellules et presque inactif après la digestion. Dans le premier cas, on se trouve en présence du véritable liquide digestif ; dans le deuxième, on a affaire aux débris de la dégénérescence cellulaire des éléments glandulaires de ces deux organes.

Le foie des Céphalopodes, comme le foie des animaux supérieurs, renferme du glycogène et de la mucine, mais il ne renferme aucun des acides ou produits colorés de la bile de ces derniers.

Il renferme, comme le pancréas, de la leucine et de la tyrosine en grande quantité. Il renferme, en outre, une matière grasse d'une composition analogue à l'huile de poisson.

On doit considérer ce foie comme une glande digestive n'ayant d'analogie complète avec aucune des glandes digestives des animaux supérieurs.

On ne peut l'assimiler, au point de vue physiologique, ni au foie des vertébrés, bien que l'analyse révèle dans ses tissus la présence du glycogène, ni à leur pancréas, bien qu'il sécrète de la trypsine et de la diastase, ni aux glandes stomacales, bien qu'il sécrète de la pepsine. Ce serait, en quelque sorte, une glande générale. Chez les Céphalopodes, et sans doute chez tous les Mollusques, il y a con-

centration du travail digestif. Chez les Vertébrés, au contraire, il y a division de ce travail, ce qui contribue à sa plus grande perfection.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Ces figures sont des photographies microscopiques reproduites par le procédé Dujardin. Le grossissement a été mesuré sur la photographie du millimètre objectif obtenue dans les mêmes conditions d'objectif et d'oculaire que la photographie de la préparation.

PLANCHE I.

Les figures 1 et 2 représentent des cristaux de stéarine séparés de la matière grasse renfermée dans le foie des poulpes. Grossissement, 55.

PLANCHE II.

FIG. 1. Acide margarique séparé des produits de la saponification de la matière grasse du foie des Poulpes. Grossissement, 250.

FIG. 2. Leucine, amas de cristaux. Grossissement, 55. Ce grossissement ne permet de voir que la disposition des cristaux en couches concentriques et non les cristaux eux-mêmes qui sont de très fines aiguilles.

PLANCHE III.

FIG. 1. Tyrosine, matière cristallisée contenue en fortes proportions dans le foie des poulpes. Grossissement, 250.

FIG. 2. Valérianate de baryte? obtenu par neutralisation avec la baryte des acides gras volatils contenus dans la matière grasse. Grossissement, 55.

ERRATA

Pages 5, 16, 17 et 19, au lieu d'*Ommatostrephes Todarus* Delle Chiaje lire *Ommatostrephes Sagittatus* Lamck.

Page 14, ligne 24, au lieu de vol. IV, lire vol. IX.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
I. INTRODUCTION. — Historique.....	1
II. Mœurs des Céphalopodes au point de vue de leur nourriture.....	10
III. Description sommaire des glandes digestives. Extraction des ferments digestifs.....	16
IV. Action des liquides digestifs des Céphalopodes sur les hydrates de carbone.....	23
1. Amidon cru	23
2. Amidon hydraté.....	29
3. Dextrine.....	44
4. Inuline.....	46
5. Salicine.....	46
6. Saccharose.....	48
7. Glycogène.....	53
Appendice relatif au saccharose et au maltose.....	60
V. Action des liquides digestifs des Céphalopodes sur les matières protéiques et les matières grasses.....	64
1. Recherche de la trypsine.....	67
2. Recherche de la pepsine.....	77
3. Digestion des graisses.....	101
VI. Le foie des Céphalopodes est-il un foie?.....	105
Sa composition chimique.....	105
VII. Mécanisme de la digestion. Conclusions..	116

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Des modifications importantes apportées dans les grandes divisions du règne animal de Cuvier.

BOTANIQUE. — 1^o Fécondation et embryogénie chez les Gynnospermes; 2^o Caractères de la famille des Ombellifères.

GÉOLOGIE. — Du terrain dévonien en France et en Angleterre.

Vu et approuvé :

Paris, le 28 octobre 1884.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
MILNE-EDWARDS.

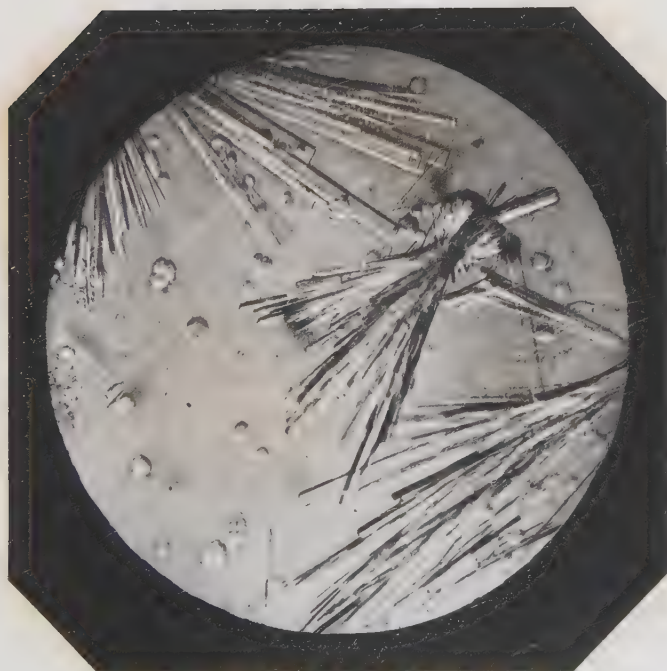
Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 29 octobre 1884.

LE VICE-RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
GRÉARD.



FIG. 2

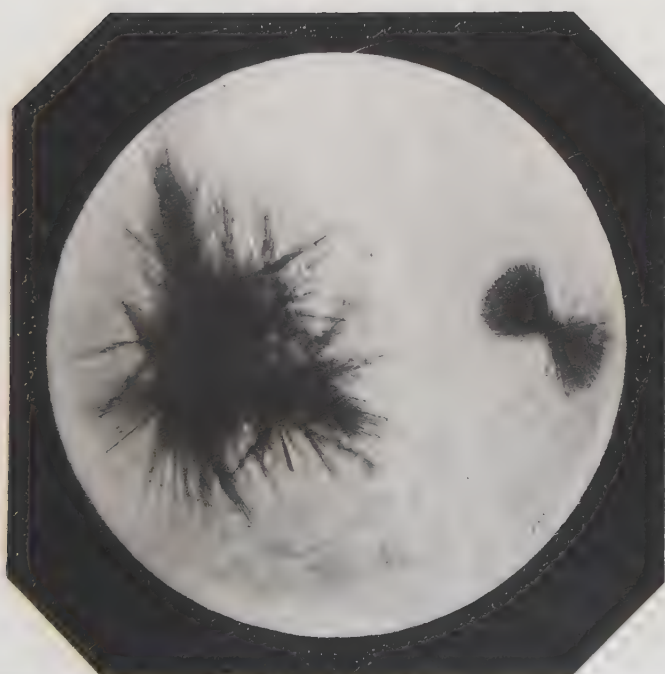
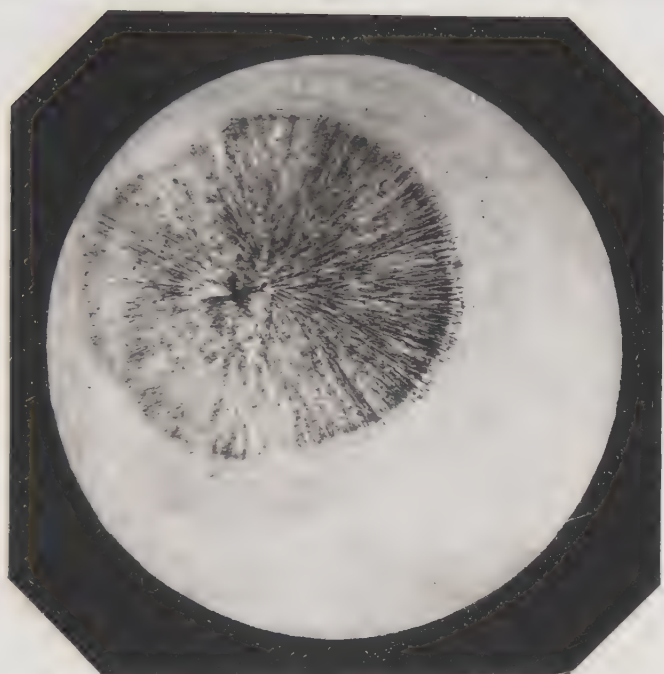


Em. B. Photog.

Imp. Ch. Chardon aîné.

Héliog. Dujardin

COMPOSITION DU FOIE DU BOULPEK



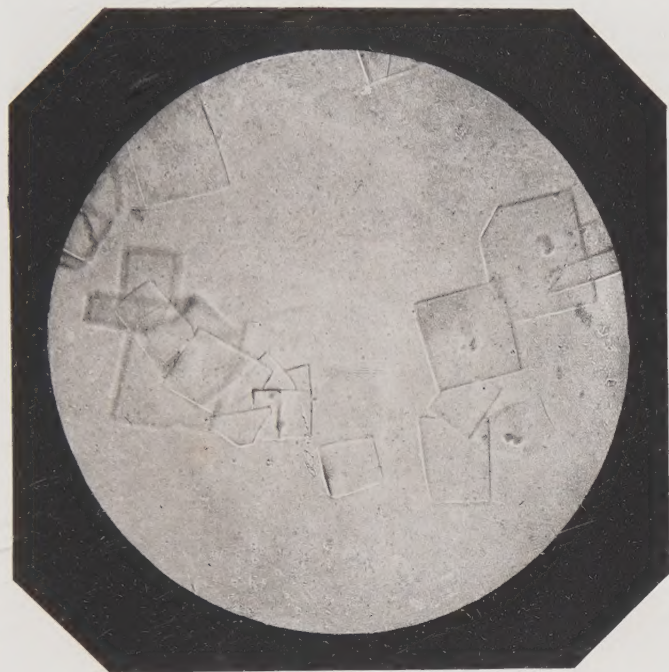


Fig. 2.



